ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 67
5
МАЙ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1982

14.07.82

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *С. В. Добрянская* и *Г. И. Тимошенко*

Сдано в набор 10.02.82. Подписано к печати 23.04.82. М-26429. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9.5+4 вкл. (0.5 печ. л.).
Усл. печ. л. 14. Усл. кр.-отт. 14.44. Уч.-изд. л. 17.23. Тир. 2250. Тип. зак. 1167.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.1 : 582.29 : 612.015.31

Е. А. Вайнштейн

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ ЛИШАЙНИКОВ. III. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

E. A. VANSTEIN. SOME PROBLEMS IN LICHEN PHYSIOLOGY. III. MINERAL NUTRITION

Представлен обзор литературных данных по содержанию и локализации минеральных элементов в слоевищах лишайников. Рассмотрены два типа механизма поглощения ионов и связь минерального питания с водным обменом.

Минеральное питание лишайников — относительно малоисследованная область их физиологии. Причина этого кроется в общих трудностях изучения жизнедеятельности лишайников, связанных с их двойственной природой, отсутствием у них тканевой дифференциации, медленным ростом и сложностью поддержания симбиотического состояния в длительных лабораторных опытах. Со времени открытия Швенденером почти столетие тому назад двойственной природы лишайников очень долгое время изучению физиологии их питания почти не уделяли внимания, вероятно, полагая, что само по себе совместное существование автотрофного и гетеротрофного организмов не нуждается в объяснении.

Немногочисленные работы, посвященные почти исключительно анализу общего содержания минеральных элементов в слоевище лишайников, показали, что эти растения обладают значительной способностью к поглощению и накоплению неорганических солей. Новая фаза в исследованиях началась в конце 50-х годов нашего столетия, когда обнаружили, что содержание радионуклидов в лишайниках и мхах намного выше, чем в других растениях (Гродзинский, 1959). В начале 60-х годов исследования радиоактивности в арктических районах Скандинавии, Аляски и Советского Союза показали высокую концентрацию Sr^{90} и Cs^{137} в организмах животных и человека вследствие передачи радиоактивных изотопов по цепи питания лишайник—олень—человек. Это стимулировало изучение минерального состава лишайников и позволило получить много новой информации, так как радиоактивные примеси действуют как чрезвычайно тонкий метчик в природных условиях.

В последнее время значительно усилился интерес к изучению поглощения катионов лишайниками, поскольку накопление в них радионуклидов и тяжелых металлов позволяет использовать эти растения как индикаторы загрязнения среды (Субботина, Тимофеев-Ресовский, 1961; Нифонтова, Куликов, 1977; Garty et al., 1977; Lodenius, Laaksovirta, 1979, и др.). Поглощение и накопление лишайниками тяжелых металлов и радионуклидов подробно освещены в обзорах Y. Tuominen, T. Jaakkola (1973) и D. Brown (1976). Мы остановимся в основном на физиологической стороне минерального питания лишайников.

Содержание минеральных элементов в лишайниках

Согласно классической физиологии, все растения для своего роста и развития нуждаются в минеральных элементах — N, P, K, S, Mg, Ca, Fe, а также в ряде микроэлементов — B, Mn, Cu, Zn, Mo, Cl и некоторых других.

Зольность лишайников, как правило, намного ниже, чем у других растений (Левицкая, 1975), иногда даже менее 1% (Левина, 1960). Как показал анализ

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1982 г.

золы лишайника *Cetraria islandica* (L.) Ach. (Salomon, 1914), в ней содержатся как анионы — PO_4, SO_2, SiO_2, Cl, так и катионы — K, Na, Ca, Mg, Fe. Способность литофильных лишайников из рода *Parmelia* накапливать высокие концентрации P, S, K обнаружил Б. Б. Полынов (1945), результаты его исследований получили подтверждение в работах Е. А. Яриловой (1947), Ф. М. Левина (1949а, б) и М. А. Бобрицкой (1950).

При анализе золы лишайников, как указывают некоторые авторы (Бобрицкая, 1950; Lambinon et al., 1964, и др.), возникает опасность ошибки за счет загрязнения лишайникового таллома частицами минералов субстрата. Однако сведения о накоплении ионов лишайниками в количествах, намного превышающих содержание их в субстрате, исключают возможность такой ошибки. Так, например, по данным Д. Н. Иванова (1950), лишайники, растущие на диорите, накапливают меди почти в 90 раз больше, чем ее найдено в субстрате. Методом рентгеновского дифракционного анализа J. Erdman с сотрудниками (1977) подтвердили биогенную природу накопления в напочвенном лишайнике *Ramalina chlorochroa* Tuck. зольных элементов, что связано прежде всего с синтезом оксалата кальция, а не с загрязнением растений почвой, как предполагалось ранее.

Сравнительный анализ содержания микроэлементов у лишайников, мхов, папоротников, хвойных, кустарников и трав, проведенный K. Lounamaa (1956), показал, что лишайники значительно отличаются от высших растений и мхов по концентрации микроэлементов. Почти все они у лишайников встречаются в бо́льших количествах, чем в других растениях, за исключением Mn, которого у первых меньше. Co, Ni, Mo и Au присутствуют в тех же концентрациях, что и в других растениях, а содержание Zn, Cd, Sn, Pb намного выше. Однако P. Doyle с сотрудниками (1973) нашли, что в северных районах (Юкон, северные территории Канады) у лишайника *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh. содержание всех микроэлементов довольно низкое. Изучая биологический круговорот микроэлементов в тундрах Западного Таймыра, В. Д. Васильевская и соавторы (1973) среди всех растений также отметили наименьшее количество микроэлементов в лишайниках. Сведения о составе микроэлементов в лишайниках приводятся в работах М. А. Локинской (1968, 1970) и O. Erämetsä и I. Yliruokanen (1971a, b).

Источники поступления питательных элементов

Содержание химических элементов в лишайниках иногда довольно точно отражает геохимическое распределение минералов в районах их обитания (Erdman, Gough, 1977), но в большинстве случаев корреляция между содержанием элементов в лишайниках и составом субстрата более сложная. Так, по данным J. Lawrey и E. Rudolph (1975), напочвенные лишайники рода *Cladonia* Wigg. из зоны угольных разработок в Огайо накапливают P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn, Al и Mo в количествах, намного превышающих концентрацию их в субстратах. В то же время лишайники, по-видимому, способны каким-то образом регулировать поглощение некоторых элементов, находящихся в субстрате в избытке. По данным Lounamaa (1965), лишайники рода *Cladina* (Nyl.) Harm., растущие на сфагновых болотах, бедных железом, и на почвах, богатых железом, имели одинаковый уровень этого элемента в талломе. М. А. Бобрицкая (1950) также указывает, что для лишайников, растущих на известняках, характерно пониженное поглощение Ca, в избытке находящегося в породе. Интересно, что у мхов и лишайников, развивающихся на субстратах, бедных микроэлементами, отмечался более высокий коэффициент биологической аккумуляции микроэлементов и естественных радиоактивных элементов, чем у тех, которые росли на богатых ими субстратах (Горбанов, Хаджиатанасов, 1973).

Хотя мнение о том, что субстрат оказывает сильное влияние на содержание минеральных элементов в лишайниках, и общепризнано, до последнего времени оно основывалось главным образом на сравнительном анализе лишайников и их субстратов, поскольку прямых исследований по передвижению ионов из субстрата в лишайники немного.

Э. А. Барашкова (1963) на основании проведенных опытов пришла к заключению, что лишайник *Cladonia rangiferina* (L.) Web. способен поглощать питательные вещества через мертвую часть подециев. Согласно ее данным, на субстрате, обогащенном питательными веществами, рост подециев ускорялся, причем микроскопические измерения показали, что при этом наблюдается интенсивное развитие фикобионта. Таким образом, по мнению автора, должен существовать перенос питательных веществ внутри таллома от основания к верхушке.

Ряд исследователей (Lounamaa, 1965; Jaakkola et al., 1967; Jaakkola, 1969; Pakarinen et al., 1978) показали, что в мертвой базальной части подециев лишайников рода *Cladonia* содержание Fe, Pb, Cu и золы выше, чем в живых верхушках, причем наибольшее различие отмечено для железа — в 2.5 раза. У *Cladonia alpestris*, таллом которой постепенно переходит в органические остатки субстрата, это повышенное содержание железа, очевидно, связано с субстратом. Кроме того, накопление железа в нижних частях подециев может происходить за счет поступления железа из верхушек. Как установил T. Jaakkola (1969) в опытах с Fe^{55}, железо относительно быстро передвигается от верхушки к основанию таллома и это движение однонаправленное.

Детальная картина подвижности катионов внутри таллома была получена с использованием радиоактивных изотопов цезия и стронция (Nevstrueva et al., 1967). При погружении верхушек таллома *Cladonia rangiferina* в водные растворы Cs^{137} и Sr^{90} распределение этих радионуклидов различалось: в то время как Sr^{90} распределялся равномерно, Cs^{137} концентрировался преимущественно в той части таллома, которая была в контакте с раствором. В случае же погружения в раствор всего лишайника оба изотопа распределялись в талломе равномерно, несколько больше накапливалось их в старых частях. Отсюда можно заключить, что оба радионуклида могут передвигаться по таллому относительно свободно, от верхушки к основанию, и наоборот. Накопление Cs^{137} в верхушках талломов и равномерное распределение Sr^{90} наблюдали у других видов лишайников М. Г. Нифонтова (1973, 1976), М. Г. Нифонтова и Н. В. Куликов (1977), М. Н. Троицкая и П. В. Рамзаев (1971), W. Kreuzer и T. Schauer (1972).

В целом при изучении поглощения из субстрата и накопления лишайниками питательных веществ не было выявлено никаких четких физиологических, таксономических или морфологических корреляций. Существуют лишь косвенные доказательства возможности их существования, о чем свидетельствует, например, избирательность некоторых лишайников по отношению к субстрату (Lounamaa, 1965; Sainsbury et al., 1968; Локинская, 1970), способность выдерживать очень высокие концентрации тяжелых металлов (Lange, Ziegler, 1963; Lambinon et al., 1964; Brown, Slingsby, 1972; Alstrup, Hansen, 1977, и др.), большие различия, существующие между видами лишайников, в способности их к накоплению металлов (Бобрицкая, 1950; Lambinon et al., 1964; Локинская, 1970; Tomassini et al., 1976).

Другим важным источником питательных элементов для лишайников служит атмосфера. Поглощение и накопление тяжелых металлов из атмосферы хорошо документированы для многих лишайников (Jenkins, Davies, 1966; Lawrence, 1978). Показана тесная корреляция между количеством металлов в золе накипных лишайников и содержанием их в озоленных атмосферных осадках. Учитывая медленный рост и гидролабильность лишайников, можно предположить, что атмосферные источники играют доминирующую роль в определении состава микроэлементов таллома.

Минеральные вещества могут попадать в лишайники в виде пыли, содержащей все важнейшие неорганические водорастворимые элементы, в том числе P, N, K, Ca (Salomon, 1914; Kauppi, 1980). Лишайники могут использовать также некоторые азотистые и аммонийные соединения, находящиеся в воздухе, например углекислый аммоний, образующийся при разложении богатых мочевиной продуктов животного происхождения, а лишайники с синезеленым фикобионтом способны усваивать атмосферный азот.

Эпифитные лишайники получают дополнительный источник питания за счет веществ, вымываемых водой из деревьев. Установлено, что большинство, если не все элементы из кроны деревьев, способно в какой-то степени вымываться дождем (Smith, 1975). Двухвалентные катионы (Mn, Zn) вымываются легче, чем трехвалентные (Fe). Таким образом, вода, стекающая вдоль стволов деревьев во время дождя, содержит более высокие концентрации минералов и растворенных органических веществ (включая углеводы), чем дождевая вода, выпадающая из атмосферы. Вполне возможно, что эпифитные лишайники основную массу питательных минеральных веществ получают именно из дождевой воды, стекающей по стволам. Такое явление продемонстрировали G. Lang с сотрудниками (1976) на эпифитных лишайниках горных лесов как в полевых, так и в модельных опытах.

Возникает вопрос, довольствуются ли эпифитные лишайники, обитающие на коре деревьев, поступлением питательных веществ из атмосферы и не получают ли они дополнительное питание непосредственно из богатого органикой субстрата? Анализ содержания N, P, Ca, K и некоторых других элементов в коре деревьев и в слоевищах эпифитных лишайников, растущих на этих деревьях (Kuziel, 1974; Horntvendt, 1975), не обнаружил между ними связи. Однако отсутствие такой корреляции еще не может дать окончательный ответ на поставленный вопрос. Необходимы экспериментальные исследования, и с этой точки зрения очень интересными представляются нам опыты, поставленные G. Trotet (1969), в которых изучалась возможность поступления фосфора из дерева в растущий на нем лишайник. Живые ветки дуба *Quercus suber* L. с растущими на них лишайниками *Ramalina calcaris* Röhl., *Parmelia melanothrixwain* Wain. были помещены нижним срезанным концом в раствор радиоактивного фосфата калия. Для сравнения в такой же раствор помещали мертвые ветки, также обросшие лишайниками. Через 4 дня по всей длине живых веток обнаруживалась сильная радиоактивность, в лишайниках же она не отмечена, в мертвых ветках радиоактивность была найдена лишь на 1—2 см от срезанного конца, вероятно, подъем раствора происходил за счет капиллярных сил. На основе полученных данных автор пришел к выводу, что эпифитные лишайники не поглощают фосфор — один из важнейших элементов питания — из тканей дерева-носителя.

Локализация элементов в слоевище

Первые сведения о распределении элементов в слоевище лишайников, полученные на основе микрохимических реакций, приведены в работе H. Salomon (1914). Он отмечал у разных видов лишайников различное распределение P, Mg, K, Ca, NO_2, NO_3 между грибным и водорослевым компонентами, при этом бóльшие количества калия были обнаружены в плодовых телах, в связи с этим стоит вспомнить, что в культурах грибов без калия плодовые тела, как правило, не развиваются.

В последнее время для изучения локализации металлов в лишайниках главным образом в связи с проблемой загрязнения применяют тонкие методы исследования. Так, с помощью рентгеновского микрозонда O. Noeske с сотрудниками (1970) показали, что у лишайника *Acarospora smaragdula* железо концентрируется в налете на верхней поверхности таллома, а цинк — внутри самого таллома, прежде всего в нижнем слое коры. В корковом налете также были найдены S, Si, P и O, что говорит о наличии в нем сульфатов, силикатов и фосфатов. Медь этим методом удалось обнаружить только в налете. Авторы пришли к выводу, что медь, как и железо, в основном откладывается вне таллома. Используя электронную сканирующую микроскопию и рентгеноэмиссионный анализ, J. Lawrey (1977) обнаружил постоянную локализацию Na и Cl в микобионте и Fe — в фикобионте. Другие элементы — Al, Si, P, K и Au — наблюдались во всем слоевище. Эти результаты были подтверждены картой распределения элементов, полученной на основе рентгеновских лучей, которая показала, что действительно железо располагается внутри или на поверхности водорослевых клеток, но его очень мало в гифах грибов.

С физиологической точки зрения большой интерес представляет вопрос о природе высокой устойчивости лишайников к повышенным концентрациям тяжелых металлов. Согласно данным O. Lange и H. Ziegler (1963), лишайник

Acarospora sinopica (Wahlenb.) Körb. способен накапливать чрезвычайно высокие концентрации железа (до 55 000 ppm), а лишайник *Rhizocarpon oederi* Körb. — меди (до 1670 ppm), т. е. концентрации, губительные для других растений. В то же время в культуральных средах для грибов и водорослей эти металлы используются лишь в следовых количествах, и известно, что особенно чувствительны к меди водоросли. Пороговые концентрации и меди, и железа для грибов и водорослей намного ниже, чем содержание этих элементов, найденное в лишайниках. Для объяснения наблюдаемого явления авторы выдвинули следующие предположения:

1. Возможна неспецифическая цитоплазматическая устойчивость лихенизированных водорослей и грибов к катионам металлов.
2. Ионы в хелатированной форме могут каким-то образом связываться в цитоплазме симбионтов.
3. Происходят активный и(или) пассивный транспорт ионов в наружные части цитоплазмы и локализация их в виде нерастворимых солей на поверхности таллома.

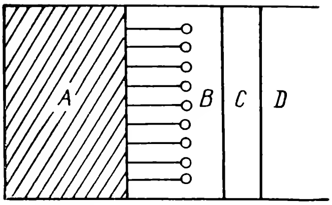
Наиболее правдоподобным нам представляется третье предположение. Компартментализация ионов, продемонстрированная D. Brown и D. Slingsby (1972), свидетельствует о том, что те элементы, которые располагаются внеклеточно, вне плазмалеммы, не имеют непосредственного метаболического значения, и в этом случае не обязательно подвергаются превращениям, а могут связываться иным путем. Так, например, значительные количества железа часто можно наблюдать на клеточных стенках, в межклеточных пространствах, а порой и на поверхности лишайников *Acarospora sinopica*, *A. smaragdula*, *Rhizocarpon oederi*, что подтверждается электронномикроскопическим анализом (Noeske et al., 1970). Такое отложение железа на поверхности таллома, возможно в виде окиси, является одним из путей связывания тяжелых металлов лишайниками. Таким образом, нет оснований предполагать, что лишайники обладают каким-то особым механизмом клеточной устойчивости, но для окончательного решения этого вопроса необходимы дальнейшие исследования.

Механизм поглощения

Относительно небольшое число работ по поглощению катионов лишайниками выявили два различных механизма: активное поглощение и пассивное связывание клеточными стенками.

Активное поглощение. Активное поглощение сахаров, аминокислот и фосфатов изучалось у ряда лишайников (Smith, 1962; Farrar, 1976). D. Smith оценивал его как очень эффективное ввиду высоких скоростей поглощения из относительно концентрированных растворов (10^{-2} *M* и выше). По его мнению, эффективное поглощение является преимуществом для организмов, живущих в дефиците питательных веществ. Не следует, однако, забывать, что этот вывод основан на изучении поглощения из концентрированных растворов, в то время как в природных условиях лишайники, как правило, соприкасаются с очень разбавленными растворами. В связи с этим очень важны исследования J. Farrar (1976), который показал, что *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. эффективно поглощает фосфат и из разбавленных растворов, причем величины поглощения намного выше, чем полученные на отрезках корня ячменя в сравнимых условиях. В ранних опытах Smith (1962) обнаружил, что хотя активное поглощение происходит быстро, последующее использование поглощенных веществ идет очень медленно. Но в свете дальнейших исследований стало ясно, что и это заключение относится только к поглощению из концентрированных растворов. При поглощении же из более разбавленных растворов метаболизм поглощенных веществ может быть довольно быстрым. Так, Farrar (1976) показал, что уже через 5 с после помещения *Hypogymnia physodes* на разбавленные растворы $KH_2P^{32}O_4$ радиоактивность можно обнаружить не менее чем в 10 органических соединениях, в том числе в полифосфатах и в кислотонерастворимой фракции.

Следовательно, активное поглощение веществ лишайниками действительно можно назвать очень эффективным и, по-видимому, оно имеет большое значе-



Диаграммное выражение ионообменной модели поверхности.

A — ионообменная поверхность (например, гифальные клеточные стенки); *B* — реакционная зона, в которой «растворены» функциональные группы или точки связывания ионов металла; *C* — диффузионный слой или «пленка»; *D* — зона основного раствора (Nieboer, Puckett, Grace, 1976).

ние для их экологии. Возникает тем не менее ряд вопросов, на которые пока еще нет ответа. Один из главных вопросов: чем обусловлена такая высокая эффективность поглощения гифами лишайниковых грибов? Связана ли она с тем, что у гиф лишайниковых грибов бо́льшая поверхность поглощения мембран (например, за счет изгибов мембраны?), или их мембраны имеют большее количество транспортных точек на единицу поверхности? Неясно также, принимает ли участие в активном поглощении ионов водорослевый компонент, и если да, то каким образом?

Пассивное поглощение. Кратковременные лабораторные опыты со стронцием (Tuominen, 1967), цезием (Handley, Overstreet, 1968), а также целая серия работ с тяжелыми металлами, проведенная канадскими исследователями (Nieboer, Lavoie et al., 1976; Nieboer, Puckett et al., 1976; Tomassini et al., 1976), свидетельствуют о доминировании у лишайников пассивного физического механизма поглощения над активным. Пассивная фаза поглощения катионов лишайниками представляет собой, по-видимому, своеобразный катионно-обменный процесс, модифицированный образованием комплексов с металлами (Puckett et al., 1973). Точками адсорбции являются при этом кислородные и кислородно-азотные доноры. Подобное представление позволяет объяснить результаты, полученные в опытах по определению избирательности поглощения катионов лишайниками (Brown, Slingsby, 1972; Puckett et al., 1973).

E. Nieboer, K. Puckett и B. Grace (1976), изучив влияние различных факторов (света, метаболических ингибиторов, анаэробиоза и др.) на поглощение никеля лишайником *Umbilicaria muhlenbergii* (Ach.) Tuck., пришли к выводу, что это чисто физико-химический процесс, и предложили его ионообменную модель (см. рисунок). По мнению авторов, фиксирующими анионными группами у этого лишайника являются карбоновые или оксикарбоновые кислоты. Как считают D. Brown и D. Slingsby (1972), пассивное поглощение ионов происходит внеклеточно и связано, вероятно, с компонентами клеточных стенок. Многое говорит в пользу того, что у лишайников такими точками адсорбции в клеточных стенках могут быть полиуроновые кислоты (пектиновые вещества) (Tuominen, 1967; Brown, Slingsby, 1972; Puckett et al., 1973), но данных о составе клеточных стенок грибного и водорослевого компонентов лишайников мало, а уроновые кислоты, если и имеются в них, вероятнее всего, связаны с водорослями. Поскольку лишайниковые водоросли обычно составляют менее 10% веса таллома, можно думать, что участие уроновых кислот в поглощении ионов лишайниками невелико.

Основную массу лишайникового таллома составляет грибной компонент, клеточные стенки которого состоят из β-глюканов, липидов, хитина и белков. Участие β-глюканов и липидов в связывании катионов маловероятно вследствие отсутствия у них соответствующих акцепторных групп. Хитин был найден у грибных компонентов многих лишайников как при помощи специфических цветных реакций, так и путем химического выделения и ферментного расщепления (Boissière, 1969; Quillet, Lestang-Laisné, 1969). Поскольку химически хитин представляет собой полимер, состоящий из N-ацетил-D-глюкозаминовых остатков, то вполне возможно, что N-ацетильные боковые группы могут участвовать в образовании комплекса азот—кислород—катион. Катионы могут связываться также боковыми группами белковых молекул, особенно если учесть, что в грибных белках преобладают карбоксильные группы, и, следовательно, эти белки способны образовывать комплексы азот—кислород—металл. Однако совершенно ясно, что пока мы не будем располагать надежными и возможно более полными данными о химическом составе водорослевых и грибных клеточных стенок в лишайниках, все предположения, основанные на данных о р*K* или избирательности поглощения ионов, останутся умозрительными.

Некоторые катионы поглощаются и активным, и пассивным путем, что находит отражение в окончательной клеточной локализации ионов. Пассивное поглощение путем ионного обмена или хелатизации дает в результате внеклеточное расположение ионов, в то время как активное поглощение приводит к тому, что ионы располагаются внутриклеточно. Подобная компартментализация была показана Brown и Slingsby (1972) на примере лишайника *Cladonia rangiferina*, у которого свинец накапливался внеклеточно, а калий — в основном внутриклеточно. Весь свинец, накапливающийся в природных условиях у этого лишайника на почвах, бедных либо богатых этим элементом, связан в таломе с нерастворимыми анионными центрами в обменной форме. Калий же связан частично ионно, как свинец, но основная его масса представлена внутриклеточно в свободной диффузионной форме и в норме он удерживается барьерами клеточной проницаемости. Кроме того, примерно 10—15% всего калия в лишайнике прочно связано, вероятно, с белковоподобными веществами. По мнению авторов, свинец в лишайнике, как и у высших растений, связан с нерастворимыми анионными группами, расположенными в клеточных стенках.

Связь минерального питания с водным обменом

Питательные соли попадают в слоевище лишайников в растворенной форме вместе с водой, которая активно поглощается и передвигается через гифы капиллярными силами. Вода представляет собой, таким образом, важный элемент питания. Водный режим лишайников уже давно привлекает внимание исследователей, и ему посвящен ряд обзоров (Stocker, 1956; Smith, 1962; Blum, 1973; Harris, 1976). Бо́льшую часть влаги в природных условиях лишайники получают из атмосферы в виде водяных паров или осадков, при этом способность поглощать воду и набухать весьма различна у разных видов, меньше всего она у накипных лишайников, выше всего у слизистых (Ried, 1960; Blum, 1973). В целом, как установлено, поглощение и испарение воды лишайниками — чисто физические процессы, не контролируемые растением. Однако не исключена возможность, что, помимо активного метаболического, у лишайников существует иной путь регуляции водообмена — пассивный морфологический контроль (Larson, Kershaw, 1976).

Большинство лишайников в природе испытывает частые и значительные колебания влажности, которые, вполне возможно, способствуют поддержанию их нормального состояния. Об этом косвенно свидетельствуют результаты опытов по культивированию лишайников в лаборатории, показавшие, что переменные условия влажности необходимы для успеха культивирования (Pearson, 1970; Dibben, 1971; Harris, 1972).

Работы Smith и его соавторов (Smith, Molesworth, 1973; Smith 1975; Farrar, Smith, 1976) показали, что очень важной для лишайников является фаза реувлажнения, когда к воздушно-сухому лишайнику добавляют воду. В этот период метаболического стресса наблюдаются два удивительных явления:

1) дыхание быстро усиливается до уровня, намного превышающего контроль, в то время как фотосинтез медленно восстанавливается при уровне ниже контроля, вследствие чего в течение некоторого времени сохраняется отрицательный баланс углерода;

2) в течение короткого времени до того, как полупроницаемость мембран восстановится, наблюдается вымывание из таллома и органических метаболитов, и минеральных веществ.

Вымывание метаболитов из сухих тканей при погружении их в воду — явление, свойственное не только лишайникам, и обычно его приписывают изменениям природы клеточных мембран при высушивании. Вода является структурным компонентом мембран, и удаление части или всей воды приводит в результате к увеличению проницаемости мембран. Возможны два следствия этого увеличения: во-первых, растворимые вещества могут вымываться из таллома через дегидратированные мембраны, и, во-вторых, субстраты могут входить в контакт с теми мембранными системами, от которых они в норме отделены.

Первое следствие было прямо продемонстрировано J. Farrar и D. Smith (1976), в их опытах после реувлажнения лишайника *Hypogymnia physodes* происходило вымывание соединений, меченых радиоактивным углеродом или фосфором. При этом наблюдались две фазы вымывания, имеющие, вероятно, разное происхождение. Первая быстрая фаза, на которую не влияет динитрофенол, но которую стимулирует поверхностный детергент Твин-80, соответствует физической утечке, когда растворимые вещества вымываются из таллома еще до того, как при реувлажнении восстановятся гидратация и целостность мембран. Вторая фаза вызвана, возможно, повреждением мембран при высушивании. Их репарация, или по крайней мере поддержание контроля за проницаемостью, требует энергии, и этим объясняется влияние динитрофенола на вымывание, которое отмечается в этой фазе.

Способность к поглощению восстанавливается после реувлажнения довольно быстро, уже через 5 мин у лишайника *Hypogymnia physodes* возобновлялось поглощение неорганического фосфата, хотя оно и было ниже, чем в контроле (лишайнике, не подвергавшемся высушиванию), а через 15 мин количество поглощенного фосфата и в том, и в другом случаях стало одинаковым. С помощью меченого фосфора было также показано, что активное поглощение начинается через 10—20 с от начала увлажнения.

Для физиологии лишайников явление вымывания растворимых веществ представляется очень важным. В природных условиях увлажнение сухого таллома первыми каплями дождя может вызвать значительное локальное вымывание. В целом, однако, при дожде таллом последовательно увлажняется порциями дождевых капель в течение нескольких минут. Благодаря быстрому возобновлению процесса поглощения зона, увлажненная первой, окажется способной реадсорбировать растворимые вещества, вымытые из зоны, увлажненной позже, что уменьшает общую потерю веществ из таллома. Тем не менее неизбежно происходит некоторая потеря, а учитывая частоту такого явления в природе, эффект этот может быть кумулятивным.

К настоящему времени собрано достаточно много сведений о составе минеральных элементов в лишайниках, о накоплении ими тяжелых металлов и особенно радионуклидов. В то же время наши знания о механизме поглощения ионов лишайниками весьма отрывочны и неполны. Основное внимание исследователи уделяют изучению пассивного физического процесса поглощения ионов, в частности тяжелых металлов, но до сих пор неизвестно, какую роль играет он в жизни лишайника, хотя несомненно и обусловливает существенную долю общего содержания элементов.

Информация об активном поглощении ионов и о соотношении обоих механизмов — активного и пассивного, определяющих дальнейшую судьбу поглощенных ионов, — необходимый этап в изучении минерального питания лишайников. Отсутствие данных о потребностях этих растений в минеральных элементах не позволяет полностью оценить его значение в их физиологии и экологии. Хотя принято описывать типичные местообитания лишайников как «бедные и бесплодные», это не обязательно означает отсутствие или дефицит питательных веществ. И в то же время неизвестно, может ли дефицит какого-либо элемента в среде лимитировать рост лишайников, или же их потребности столь низки, что вполне удовлетворяются имеющимися количествами? Smith (1975) пришел к заключению, что уровень питательных веществ в лишайниках не отличается заметно от уровня их у свободноживущих водорослей и грибов. Он полагает, что поскольку лишайники растут медленно, они нуждаются в очень малых количествах минеральных элементов, и маловероятно, чтобы их рост лимитировался низким уровнем снабжения элементами. С этой точки зрения заслуживает внимания тот факт, что при избытке питательных веществ в среде лишайниковый симбиоз распадается и наблюдаются выросты водорослей (Scott, 1960; Kauppi, 1980). Многое еще остается неясным в этом вопросе, и трудно даже выяснить, в какой мере распространение лишайников связано или же ограничивается снабжением питательными веществами (Brodo, 1973).

Как правило, в экспериментальных исследованиях поглощение катионов лишайниками рассматривается как реакция одного сложного организма. Хотя грибной и водорослевый компоненты лишайника действительно в нормальных условиях ведут себя как интегральная ассоциация, не следует забывать, что физиологически они весьма различны и их отношение к катионам тоже может быть различным (Feige, 1977). У одного и того же вида лишайника соотношение гриба и водоросли может также изменяться в зависимости от условий среды, возраста и других причин, поэтому сравнение материала из разных местообитаний будет отражать, помимо прочих, еще и этот тип вариаций. Существует также физиологическая адаптация к разным условиям, и если учесть, что морфологическое развитие лишайников привело к огромному разнообразию типов, есть все основания полагать, что в физиологическом отношении могут наблюдаться еще большие различия.

В настоящее время совершенно ясно, что механизм такой, казалось бы, простой функции, как поглощение солей, на самом деле чрезвычайно сложен и его нельзя изучать в отрыве от других разделов физиологии растений. В соответствии с этим для создания общих представлений о разнообразных, очень различающихся между собой типах усвоения питательных веществ лишайниками исследование их минерального питания необходимо проводить в связи с другими сторонами жизнедеятельности этих растений.

ЛИТЕРАТУРА

Барашкова Э. А. (1963). Питание кладонии оленьей через мертвую часть подециев. Бот. ж., 48, 4. — Бобрицкая М. А. (1950). Поглощение литофильной растительностью минеральных элементов из массивно-кристаллических пород. Тр. Почв. инст., 34. — Васильевская В. Д., Горбачева О. В., Песочина Л. С. (1973). Биологический круговорот микроэлементов (B, V, Cr, Mn, Co, Ni, Cu, Mo) в тундрах Западного Таймыра (стационар «Агапа»). В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. (Материалы V Всес. симп. «Биологические проблемы Севера»). Магадан, ДВНЦ АН СССР. — Горбанов Ст., Хаджиатанасов Д. (1973). Върху акумулянцията на микроелементи и естествени радиоактивни елементи от някои видови мъхове и лишеи, разпространени в България. Научн. тр. Висш. селскостоп. инст. «Вас. Коларов», Пловдив, 22, 4. — Гродзинский Д. М. (1959). О естественной радиоактивности мхов и лишайников. Укр. бот. ж., 16, 2. — Иванов Д. Н. (1950). Распространение меди в почвах и роль медных удобрений в повышении урожайности сельскохозяйственных культур. Тр. Почв. инст., 34. — Левин Ф. М. (1949а). Роль лишайников в выветривании известняка и диоритов. Вестн. МГУ, 10. — Левин Ф. М. (1949б). Процесс почвообразования под лишайниками на известняках и диоритах. Вестн. МГУ, 10. — Левина В. И. (1960). Особенности обмена минеральных элементов между мохово-лишайниково-кустарничковым покровом и почвой в двух типах сосновых лесов Кольского полуострова. Почвоведение, 5. — Левицкая К. И. (1975). Зольность доминантных видов основных фитоценозов района географической станции «Железо» (Ленинградской обл.). В кн.: XXVII Герценовские чтения. Биология. Л., ЛГПИ им. А. И. Герцена. — Локинская М. А. (1968). О содержании зольных элементов в лишайниках (г. Магадан). Материалы III Закавк. конф. по споровым раст. Тбилиси, Мецниереба. — Локинская М. А. (1970). Некоторые данные о составе зольных элементов в лишайниках рода *Cladonia* северо-востока Сибири. В кн.: Водоросли и грибы Дальнего Востока, 1 (3). Новосибирск, Наука. — Нифонтова М. Г. (1973). Экспериментальные исследования накопления цезия-137 лишайниками. В кн.: Теоретические и практические аспекты действия малых доз ионизирующих излучений. (Материалы Всес. симп. «Теоретические и практические аспекты действия малых доз ионизирующей радиации»). Сыктывкар, Коми филиал АН СССР. — Нифонтова М. Г. (1976). Накопление Sr^{90} и Cs^{137} лишайниками в условиях эксперимента. Экология, 1. — Нифонтова М. Г., Куликов Н. В. (1977). О накоплении стронция-90 и цезия-137 лишайниками в природных условиях. Экология, 3. — Полынов Б. Б. (1945). Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах. Почвоведение, 7. — Субботина Е. Н., Тимофеев-Ресовский Н. В. (1961). О коэффициентах накопления некоторых рассеянных элементов из водных растворов накипным лишайником. Бот. ж., 46, 2. — Троицкая М. Н., Рамзаев П. В. (1971). Радиоэкология ландшафтов Крайнего Севера. В кн.: Радиоэкология, 2. М., Атомиздат. — Ярилова Е. А. (1947). Роль литофильных лишайников в выветривании массивно-кристаллических пород. Почвоведение, 9. — Alstrup V., Hansen E. S. (1977). Three species of lichens tolerant of high concentrations of copper. Oikos, 29, 2. — Blum O. B. (1973). Water relations. In: Lichens. New York—London. — Boissière J.-C. (1969). La chitine chez quelques lichens: mise en évidence, localization. Bul. Soc. Bot. France, Coll. lich. — Brodo I. M. (1973). Substrate ecology. In: Lichens. New York—London. — Brown D. H. (1976). Mineral uptake by lichens. In: Lichenology: Progress and Problems. London—New York. — Brown D. H., Slingsby D. R. (1972). The cellular location of lead and potassium in the lichen *Cladonia rangiformis* (L.) Hoffm. New Phytol., 71, 2. — Dibben M. J. (1971). Whole-lichen culture in a phytotron. Lichenologist, 5, 1—2. — Doyle P., Fletcher W. K., Brink V. C. (1973). Trace element content of soils and plants from the Selwyn Mountains, Yukon and Northwest Territories. Canad. J. Bot., 54, 3. — Erämetsä O., Yliruokanen I. (1971a). The rare earths in lichens and mosses. Suom. Kemistilehti, ser. B, 44. — Erämetsä O.,

Yliruokanen I. (1971b). Niobium, molybdenium, hafnium, tungsten, thorium and uranium in lichens and mosses. Suom. Kemistilehti, ser. B, 44. — Erdman J. A., Gough L. P. (1977). Variation in the element content of *Parmelia chlorochroa* from the powder river basin of Wyoming and Montana. Bryologist, 80, 2. — Erdman J. A., Gough L. P., White R. W. (1977). Calcium oxalate as source of high ash yields in the terricolous lichen *Parmelia chlorochroa*. Bryologist, 80, 2. — Farrar J. F. (1976). The uptake and metabolism of phosphate by the lichen *Hypogymnia physodes*. New Phytol., 77, 1. — Farrar J. F., Smith D. C. (1976). Ecological physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*. III. The importance of the rewetting phase. New Phytol., 77, 1. — Feige G. B. (1977). Untersuchungen über die Aufnahme von Sulfat und Phosphat durch isolierte Phycobioten der Flechte *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. Z. Pflanzenphysiol., 82, 4. — Garty J., Galun M., Fuchs K., Zisapel N. (1977). Heavy metals in the lichen *Caloplaca aurantia* from urban, suburban and rural regions in Israel (a comparative study). Water, Air a. Soil Pollution, 8, 2. — Handley R., Overstreet R. (1968). Uptake of carrier-free ^{137}Cs by *Ramalina reticulata*. Plant Physiol., 43, 9. — Harris G. P. (1972). The ecology of corticolous lichens. III. A simulation model of productivity as a function of light intensity and water availability. J. Ecol., 60, 1. — Harris G. P. (1976). Water content and productivity of lichens. Ecol. Stud., 19. — Horntvendt R. (1975). Epiphytic macrolichens on Scots pine related to air pollution from industry in Odda, Western Norway. Medd. Norsk. Inst. Skogforsk., 31, 12. — Jaakkola T. (1969). Analysis of iron-55 produced by nuclear tests and its enrichment in Finnish Lapps. Ann. Acad. Sci. Fenn., ser. A, 2. — Jaakkola T., Puumala H., Milttinen J. K. (1967). Microelement levels in enviromental samples in Finland. In: Radio-Ecological Concentration Processes. Oxford, Pergamon Press. — Jenkins D. A., Davies R. J. (1966). Trace element content of organic accumulations. Nature (London), 212, 886. — Kauppi M. (1980). The influence of nitrogen-rich pollution components on lichens. Acta Univ. Ouluen, ser. A, 101. — Kreuzer W., Schauer T. H. (1972). The vertical distribution of ^{137}Cs in *Cladonia rangiferina* and *C. silvatica*. Svensk Bot. Tidskr., 66, 3. — Kuziel S. (1974). Content of certain mineral components in the thallus of lichens and the bark of roadside trees. Acta Soc. Bot. Pol., 43, 3. — Lambinon J., Maquinay E., Ramaut L. (1964). La teneur en zinc de quelques lichens des terrains calaminaires Belges. Bul. Jard. Bot. Bruxelles, 34, 2. — Lang G. E., Reiners W. A., Heier R. K. (1976). Potential alteration of precipitation chemistry by epiphytic lichens. Oecologia, 25, 3. — Lange O. L., Ziegler H. (1963). Der Schwermetallgehalt von Flechten aus dem *Acarosporetum sinopicae* auf Erksschlackenhalden des Harzes. I. Eisen und Kupper. Mitt. Florist. Soziol. Arb. Gemeinsch., N. F., 10. — Larson D. W., Kershaw K. A. (1976). Studies on lichen-dominated systems. 18. Morphological control of evaporation in lichens. Canad. J. Bot., 54, 17. — Lawrence P. H. (1978). The importance of epiphytic lichens in mineral cycling. Bryologist, 81, 2. — Lawrey J. D. (1977). X-ray emission microanalysis of *Cladonia cristatella* from a coal strip-mining area in Ohio. Mycologia, 69, 4. — Lawrey J. D., Rudolph E. D. (1975). Lichen accumulation of some heavy metals from acidic surface substrates of coal mine ecosystems in southeastern Ohio. Ohio J. Sci., 75, 3. — Lodenius M., Laaksovirta K. (1979). Mercury content of *Hypogymnia physodes* and pine needles affected by a chlor-alkali works at Kuusankoski, SE Finland. Ann. Bot. Fenn., 16, 1. — Lounamaa K. J. (1956). Trace elements in plants growing wild on different rocks in Finland, a semiquantitative spectrographic study. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo», 29. — Lounamaa K. J. (1965). Studies on the content of iron, manganese and zinc in macrolichens. Ann. Bot. Fenn., 2, 2. — Nevstrueva M. A., Ramzaev P. V., Moiseev A. A., Ibatulin M. S., Teplykh L. A. (1967). The nature of ^{137}Cs and ^{90}Sr transport over lichen-reindeer-man chain. In: Radio-Ecological Concentration Processes. Oxford, Pergamon Press. — Nieboer E., Lavoie P., Sassevilie R. L. P., Puckett K. J., Richardson D. H. S. (1976). Cation-exchange equilibrium and mass balance in the lichen *Umbilicaria muhlenbergii*. Canad. J. Bot., 54, 8. — Nieboer E., Puckett K. J., Grace B. (1976). The uptake of nickel by *Umbilicaria muhlenbergii*: a physicochemical process. Canad. J. Bot., 54, 8. — Noeske O., Läuchli A., Lange O. L., Vieweg G. H., Ziegler H. (1970). Konzentration und Lokalisierung von Schwermetallen in Flechten der Erzsclackenhalden des Harzes. Vortr. Gesamtgeb. Bot. Deutsch. Bot. Ges., 4. — Pakarinen P., Mäkinen A., Rinne R. J. K. (1978). Heavy metals in *Cladonia arbuscula* and *Cladonia mitis* in eastern Fennoscandia. Ann. Bot. Fenn., 15, 4. — Pearson L. C. (1970). Varying environmental factors in order to grow intact lichens under laboratory conditions. Amer. J. Bot., 57, 6. — Puckett K. J., Nieboer E., Gorzynski M. J., Richardson D. H. S. (1973). The uptake of metal ions by lichens, a modified ion-exchange process. New Phytol., 72, 2. — Quillet M. G., de Lestang-Laisné G. (1969). Convenance glucidique de l'association symbiotique cyanophycée-ascomycète. Bul. Soc. Bot. France, Coll. lich. — Ried A. (1960). Stoffwechsel und Verbreitungsgrenzen von Flechten. II. Wasser- und Assimilationshaushalt Entquellungs- und Submersionsresistenz von Krustenflechten benachbarter Standorte. Flora (Jena), 149, 3. — Sainsbury C. L., Hamilton J. C., Huffman C. J. (1968). Geochemical cycle of selected trace elements in the ting-tungsten-berillium district Western Seward Peninsula, Alaska. U. S. Geol. Surv. Bull., ser. F, 1242, 42. — Salomon H. (1914). Über das Vorkommen und die Aufnahme einiger wichtiger Nährsalze bei den Flechten. Jahrb. Wiss. Bot., 54, 2. — Scott G. D. (1960). Studies of the lichen symbiosis. I. The relationship between nutrition and moisture content in the maintenance of the symbiotic state. New Phytol., 59, 3. — Smith D. C. (1962). The biology of lichen thalli. Biol. Rev., 37. — Smith D. C. (1975). Symbiosis and the biology of lichenised fungi. Symposia of the Soc. Experim. Biol., 29. — Smith D. C., Molesworth S. (1973). Lichen physiology. XIII. Effects of rewetting dry lichens. New Phy-

tol., 72, 3. — Stocker O. (1956). Wasseraufnahme und Wasserspeicherung bei Thallophyten. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, 3. — Tomassini F. D., Puckett K. J., Nieboer E., Richardson D. H. S., Grace B. (1976). Determination of copper, iron, nickel and sulphur by X-ray fluorescence in lichens from Mackenzie Valley, Northwest territories and the Sudbury District, Ontario. Canad. J. Bot., 54, 14. — Trotet G. (1969). Recherches sur la nutrition des lichens. Premiers résultats. Rev. briol. et lichénol., 36, 3—4. — Tuominen Y. (1967). Studies on the strontium uptake of *Cladonia alpestris* thallus. Ann. Bot. Fenn., 4, 1. — Tuominen Y., Jaakkola T. (1973). Absorption and accumulation of mineral elements and radioactive nuclids. In: Lichens. New York—London.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Получено 16 III 1981.

SUMMARY

The published data concerning mineral element content in lichens and their localization in the thallus, as well as ways of their accumulation uptake the lichens, are presented. Both mechanisms of ion uptake in lichens — active and passive — and their ecological significance are considered. The relationship between mineral uptake and water regime as well as general problems of studying mineral nutrition of lichens are discussed.

УДК 581.55 : 005

Е. М. Лавренко

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

E. M. LAVRENKO. PLANT COMMUNITIES AND THEIR CLASSIFICATION

Под фитоценозами следует понимать ту часть биоценозов, которая состоит из фотосинтезирующих организмов (растений), как высших, так и низших. Основным признаком растительных сообществ, или фитоценозов, является их первичная биологическая продуктивность — основа существования всего органического мира.

Основная часть биологической продуктивности фитоценозов создается доминирующими видами, большинство которых в той или иной мере является также индикаторами условий среды (климата, почв и т. д.).

В связи с этим при классификации фитоценозов необходимо учитывать основные доминирующие виды. Единицы классификации, базирующиеся на доминирующих видах эдификаторной синузии (формации в понимании советских геоботаников), являются первым уровнем классификации растительных сообществ, на котором используются видовые названия растений. При установлении более низкой единицы — ассоциации — необходимо учитывать не только доминанты эдификаторной синузии, но и доминанты всех остальных достаточно четко выявленных синузий, а также некоторые наиболее характерные виды, не имеющие доминирующего значения. Субассоциации выделяются на основе учета видов, характерных для тех или иных экологических условий или тех или иных регионов.

Единицы классификации растительности высших рангов (тип растительности и его дальнейшее подразделение) следует выделять на основе учета основных экобиоморф сообществ. Единицы, выделенные только на основе характерных видов, не вписываются в понятие «экосистема».

Под растительными сообществами (фитоценозами) следует понимать сочетание ценопопуляций только фототрофных растений (высших сосудистых растений, мхов, водорослей и лишайников). Таким образом, растительные сообщества являются энергонакопляющей частью (первичная биологическая продукция) как биоценозов, так и элементарных экосистем (биогеоценозов) в целом. Основными продуцентами являются доминанты всех синузий, и в первую очередь эдификаторной синузии. Очень многочисленные гетеротрофы биоценоза формируют ряд звеньев, часть которых не имеет непосредственных взаимоотношений с остальными.

Классификация растительных сообществ должна основываться на совокупности их признаков. Высшие единицы растительности следует выделять по учету экобиоморф основной эдификаторной синузии, а начиная с формации (в понимании советских авторов) — на видовом составе доминантов эдифицирующей синузии. Ассоциации в первую очередь должны устанавливаться с учетом доминантов всех основных синузий, а субассоциации — характерных видов.

Так называемые флористические классификации, основывающиеся на учете характерных или диагностических видов и не принимающие во внимание доминирующие виды (последние у ряда авторов учитываются только при выделении наиболее низкой фитоценотической единицы — фации), не отражают всех основных признаков фитоценозов как энергонакопляющих систем.

Прежде чем обсуждать вопрос о классификации фитоценозов, необходимо остановиться на определении взаимосвязанных понятий: растительное сообщество (фитоценоз), сообщество организмов (биоценоз) и элементарная экосистема (биогеоценоз).

По определению В. Н. Сукачева, «под фитоценозом, или растительным сообществом, понимается всякая конкретная растительность, на известном пространстве однородная по составу, синузиальной структуре, сложению и характеру взаимодействий между растениями и между ними и средой» (Сукачев, 1957 : 15). Это определение я привел в своей работе «Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения», снабдив его следующим дополнением: «К фитоценозу следует относить любое сочетание растений (в природе и в культуре), в котором наблюдаются известные взаимоотношения (непосредственные и через среду) между растительными компонентами, как высшими, так и низшими» (Лавренко, 1959 : 16). Под взаимоотношениями между растениями обычно понимаются конкурентные отношения, как внутривидовые, так и межвидовые. Чаще всего при определении фитоценоза имеют в виду сосуществование видов высших растений.

В этой же работе я отметил, что фитоценоз, или растительное сообщество, является наиболее существенной частью биогеоценоза, его, так сказать, «энергетической установкой», так как именно в нем происходит процесс связывания солнечной энергии.

Значит фитоценоз следует понимать как совокупность не просто ценопопуляций видов растений (высших и низших), а только их фотосинтезирующих видов. В последнее время к этому определению присоединяются и ряд других фитоценологов и экологов (Куркин, Матвеев, 1981; Миркин, 1981, и др.). Таким образом, в этом определении фитоценоза подчеркивается, что существенным признаком его является первичная биологическая продуктивность, которая создает субстрат для всех гетеротрофных организмов.

Данное выше определение фитоценоза можно отнести и к растительной части планктона, состоящей обычно из микроскопических водорослей.

Я не принимаю концепции R. Whittaker (1969), который к растениям относит только фотосинтезирующие многоклеточные организмы. По моему мнению, к растениям должны относиться все фотосинтезирующие организмы от синезеленых водорослей (по Whittaker, это прокариоты) до покрытосеменных растений.

Как известно, фитоценозы являются только частью биоценозов и биогеоценозов, или элементарных экосистем. Эти три понятия (фитоценоз, биоценоз и биогеоценоз) можно разграничить следующим образом: фитоценозы состоят из фототрофов; биоценозы — из автотрофов (фототрофов и хемотрофов) и гетеротрофов; биогеоценозы, или элементарные экосистемы, — из биоценозов и косной среды, в значительной степени трансформированной живыми организмами в результате жизнедеятельности всей совокупности видов биоценоза. Но тем не менее имеются все основания для рассмотрения и фитоценозов, и биоценозов как особых подсистем биогеоценозов.

Фитоценозы характеризуются определенным видовым составом зеленых фотосинтезирующих растений — водорослей, мхов, высших сосудистых растений, а также лишайников — этих своеобразных «составных» растений, частью которых являются фотосинтезирующие водоросли. Задачей фитоценологии является изучение не только видового состава фитоценозов со всей возможной полнотой и точностью и охватом всех сезонных состояний, но и состава жизненных форм растений как с биоморфологической, так и эколого-физиологической точек зрения, а также ярусной структуры сообществ в их посезонной и погодичной динамике. Особое значение имеет изучение биологической продуктивности фитоценозов, ее пространственного распределения по вертикали (по надземным и подземным ярусам).

Основной задачей биоценологии и биогеоценологии является исследование соотношений между растениями в фитоценозах и миром гетеротрофных организмов и косной среды, но и изучение фитоценоза должно сопровождаться изучением среды обитания. Таким образом, даже изучение фитоценозов требует участия не только фитоценологов, но и биоморфологов, физиологов растений, а изучение среды — почвоведов и климатологов (хотя фитоценолог должен быть знаком с элементарными приемами изучения почв и фитоклимата). Само собой разумеется, что фитоценолог должен обязательно знать флору района, в пределах которого проводятся исследования, обращаясь к специалистам таксономистам только в наиболее трудных случаях.

Подчеркивание энергетической роли фитоценоза как состоящего только из фотосинтезирующих растений почти не меняет методики его изучения, однако это требует во всяком случае в стационарных или полустационарных условиях более подробного изучения его продуктивности (первичной по отношению к биоценозу и биогеоценозу). Необходимо изучение валовой продуктивности годичного и даже посезонного прироста по синузиям и доминантам в последних.

Следует сделать еще одно замечание. Облигатные паразиты и сапрофиты из мира высших растений должны учитываться фитоценологами, но не включаться в фитоценотическую обработку описанных конкретных участков, не учитываться при классификации и, естественно, не включаться в первичную биологическую продукцию последних. Впрочем облигатные паразиты и сапрофиты из высших растений в холодном, умеренном и субтропическом поясах не играют значительной роли в биоценозах. Несколько больше значение облигатных паразитов в тропиках. Зеленые фотосинтезирующие полупаразиты должны включаться в состав фитоценозов.

На некоторых схемах, или, как теперь любят выражаться, «моделях» биогеоценозов, например у Сукачева (1964), в организменной части биогеоценоза, помимо фитоценоза, выделяются зооценоз и микробоценоз. Вопрос об этих частях биогеоценоза очень сложен. В отношении животных о зооценозе можно говорить, имея в виду только тех, которые пространственно тесно связаны с определенными фитоценозами и в той или иной мере влияют на его состав, структуру и продуктивность. Это — животные фитофаги (насекомые, мелкие мышевидные грызуны и пр.), а также большинство сапрофагов, преимущественно насекомых. Что касается насекомых, то они на личиночной стадии (гусеница) питаются листьями тех или иных видов растений и могут быть включены в число компонентов зооценоза, связанных с данным фитоценозом. На взрослой же стадии они обладают возможностью быстро передвигаться, принимают участие в межбиоценозных связях.

Птицы, гнездящиеся в определенных фитоценозах, находят пищу для себя и птенцов в разных фитоценозах. Это относится и к крупным млекопитающим, отдельные виды которых в течение года совершают отдаленные миграции, осуществляя, таким образом, межбиоценозные и даже межзональные связи. То же характерно и для перелетных птиц. Все эти подвижные животные вряд ли должны включаться в состав животного населения, связанного с определенными фитоценозами.

Можно говорить о микробоценозе (бактерии и грибы) данного фитоценоза, разделяя последний на ризосферу и микробоценоз почвы. Как особую микробоценотическую группу следует рассматривать грибы, бактерии и вирусы, паразитирующие на растениях. Эта группа является одним из компонентов (консортов) высших растений. К таким консортам могут быть отнесены и насекомые фитофаги, а частично и микробы ризосферы. Высшие грибы, микориза которых находится в почве и подстилке и связана в своем питании с определенными видами высших растений, представляют собой особую микоризную ценотическую группу, так как между соответствующими видами грибов, вероятно, осуществляются как внутривидовые, так и межвидовые отношения. Микоризные грибы, связанные с высшими растениями, рассматриваются обычно как консорты последних. В гетеротрофную часть биоценоза, также связанного с определенным фитоценозом, входит все животное население почвы — протисты, черви, клещи и насекомые, преимущественно личиночные стадии последних.

При изучении биогеоценозов особое внимание уделяется исследованию среды обитания биоценозов во всех ее отношениях с живой частью биоценоза в ее сезонной и погодичной динамике.

Очень большое значение имеет изучение межбиогеоценозных связей. В основном трактовка всех этих процессов, совершающихся в биогеоценозах, должна вестись на химическом и физическом уровнях.

Выше я уже указывал, что фитоценоз как сочетание различных видов фотосинтезирующих растений является энергетической «установкой» биоценоза и биогеоценоза, поэтому эта энергетическая его роль должна учитываться при изучении структуры и классификации фитоценозов.

Естественно, что при классификации фитоценозов должны учитываться основные доминанты всех ярусов, создающих большую часть биомассы фитоценоза и играющих главную роль в формировании фитосреды и организации биоценоза и биогеоценоза. Недаром Р. Уиттекер в своей работе «Сообщества и экосистемы» (1980) подчеркнул: «Продуктивность — наиболее важный показатель природных сообществ» (с. 194). J. Braun-Blanquet и J. Pavillard (1922) ввели понятие об эдификаторе, т. е. основном строителе сообщества. Это понятие и термин были приняты также Сукачевым (1928). Так как основная биомасса в фитоценозах накапливается доминирующими видами, именно это обстоятельство обусловливает их главную роль в процессе почвообразования и в формировании всей фитосреды. Эдификаторы, т. е. доминанты эдификаторной синузии, как я уже отмечал (Лавренко, 1947), являются победителями I ранга в борьбе за существование.

Процесс формирования жизненных форм в сообществах в результате давления жизни размножением, по В. И. Вернадскому (1926), или борьбы за существование, по Ч. Дарвину (1937), теснейшим образом связан со световыми условиями. Только в лесах могли сформироваться такие жизненные формы, как лианы и эпифиты, а также сложная ярусность (древесный, кустарниковый, травяной или кустарничковый и моховой ярусы). В листопадных широколиственных лесах весной, когда листья еще не развились, обычно формируется временная, весенняя, частично весенне-раннелетняя, эфемероидная синузия травяного яруса. В степях, где травяной ярус является основным, наблюдается достаточно выраженное расчленение травяного яруса на подъярусы.

В некоторых, более южных степях с несколько изреженным травостоем, в районах с относительно влажной и теплой весной (Причерноморье и южная часть степного Казахстана) также формируется весенняя эфемероидная синузия с господством *Poa bulbosa*, видов рода *Tulipa* и др. То же наблюдается в некоторых пустынях с более влажной и теплой весной, например пустынях Турана, где эфемероиды еще более многочисленны как в отношении видов, так и обилия. Эфемероидные синузии позволяют утилизировать в течение сравнительно короткого времени солнечный свет в начале вегетационного периода, когда длительновегетирующие синузии еще только начинают развивать свои ассимиляционные органы.

Таким образом, и в отношении формирования жизненных форм и ритмов развития в течение вегетационного периода сообществ мы наблюдаем различные приспособления к наиболее полному использованию солнечного света в условиях совместного обитания растений.

Все вышеизложенное имеет прямое отношение к вопросам классификации фитоценозов, которая в известной мере должна создавать основу классификации соответствующих биоценозов и биогеоценозов. Мы принимаем концепцию Сукачева (1964), что биогеоценоз следует понимать в границах фитоценоза.

Советские ботаники до сих пор используют классификации фитоценозов по доминантам основных ярусов, однако с 70-х годов некоторые геоботаники начали в своей работе следовать принципам так называемой флористической классификации растительных сообществ Браун-Бланке и ее модификаций. Основным пропагандистом этих методов классификации стал Б. М. Миркин (1978; Миркин, Розенберг, 1978). Миркин совместно с известным украинским геоботаником Ю. Р. Шеляг-Сосонко (Міркін, Шеляг-Сосонко, 1979) опубликовали в «Украинском ботаническом журнале» статью, пропагандирующую методы флористической классификации растительных сообществ. Вскоре появились две работы украинских геоботаников (Шеляг-Сосонко и др., 1980, 1981) совместно с Б. М. Миркиным, посвященные флористической классификации сообществ поймы р. Днепра. В самое последнее время опубликованы еще две работы по флористической классификации луговых фитоценозов, выполненных по методу Миркина—Юрко: работа Л. П. Паршутиной (1981) по пойменным лугам р. Чулым, находящейся на юго-востоке Западной Сибири, и работа по пойменным лугам Еврейской автономной области (Ахтямов, Уразметов, 1981). Все эти работы по пойменным лугам р. Днепра, р. Чулым, Еврейской автономной области композиционно чрезвычайно близки.

Миркин и его последователи приняли за основу не классический метод Браун-Бланке флористического анализа списков описанных участков-фитоценозов, а вариант этого метода, разработанный A. Jurko (Jurko, 1973; Габбасов, Миркин, 1974). Особенности классификационной процедуры этого метода опубликованы Миркиным в совместной работе с Г. С. Розенбергом (Миркин, Розенберг, 1978).

В работе, посвященной изучению растительности речных пойм Монголии («Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики», 1980), Миркин также кратко излагает принципы, положенные в основу классификации указанной растительности, которые заключаются в следующем.

Критерий классификации на всех синтаксономических ступенях — флористический. Положение Браун-Бланке о характерных и дифференциальных видах авторы не принимают. Дифференциальные виды заменяются, согласно предположениям Юрко, диагностическими видами. Авторы не пользуются системой суффиксов и окончаний, принятых для номенклатуры в системе Браун-Бланке. Все единицы названы по видам в именительном падеже.

В данной статье мы не ставим задачу полного критического разбора указанных работ, где использован упомянутый выше метод.[1] Остановимся лишь в связи с высказанными выше соображениями об «энергетической» роли фитоценоза на возможностях использования полученных в результате классификации синтаксонов для изучения первичной биологической продуктивности. Для этого обратимся к недавно выполненной на основе того же метода работе по классификации пойменной растительности р. Чулым (Паршутина, 1981) — правого притока Оби, пересекающего степной, лесостепной и лесной пояса. Достоинством этой работы, как и работ украинских авторов (см. выше), является то, что в ней приводятся таблица сравнения единиц классификации, построенной на доминантной основе (28 формаций), и классификации с использованием флористических критериев с выделением 4 классов, 7 ассоциаций и 13 субассоциаций (табл. 3).

Автор указывает, что ее классификация, кроме чисто научного значения, «является прекрасной основой хозяйственной типологии» (1981 : 128). Чтобы убедиться, подтверждается ли это положение фактическим материалом, разберем пример с одной из ценных в хозяйственном отношении пырейной формацией (с господством *Elytrigia repens*) (табл. 3). Для этой формации указываются 4 субассоциации, выделенные автором на основании флористических критериев (в интерпретации Юрко): 1. Thalictrum simplex+Artemisia commutata; 2. T. simplex; 3. Poa palustris, относящихся к одноименным ассоциациям; 4. Filipendula ulmaria, относящаяся к ассоциации Thalictrum simplex+Puccinellia tenuiflora. Теперь посмотрим, в каких других формациях встречаются вышеотмеченные субассоциации пырейников. Так, субассоциация Thalictrum simplex+ +Artemisia commutata включает также часть сообществ виноградниковополевицевой (Agrostis vinealis) и злаковой полидоминантной формаций. В субассоциацию Thalictrum simplex входят сообщества белополевицевой (Agrostis gigantea), луговоовсяницевой (Festuca pratensis), луговомятликовой (Poa pratensis), тимофеечной (Phleum phleoides), луговолисохвостной (Alopecurus pratensis), злаково-полидоминантной, разнотравно-злаково-полидоминантной и короткоостистоячменной (Hordeum brevisubulatum) формаций. В субассоциацию Poa palustris — виноградниковополевицевой, белополевицевой, луговоовсяницевой, луговомятликовой, злаково-полидоминантной, разнотравно-злаково-полидоминантной, короткоостистоячменной формаций, в субассоциацию Filipendula ulmaria — красноовсяницевой (Festuca rubra) и обыкновеннополевицевой (Agrostis tenuis) формаций.

Из всего этого совершенно ясно, что вопрос о продуктивности и качестве травостоя (кормовом, биохимическом) для указанных ассоциаций и субассоциаций ставить не имеет никакого смысла, так как эти качества определяются в первую очередь доминантными видами, а не так называемыми диагностическими видами.

Таким образом, видно, что предлагаемая автором классификация не имеет хозяйственного значения, она также не может быть использована как основа для легенды при картировании растительности, а также при составлении карт растительности пойм на основе аэро- и космических снимков, так как эти фотоизображения в основном определяются оптическими свойствами доминирующих видов.

---

[1] Я полностью согласен с опубликованной в «Ботаническом журнале» (1981, 66, 12) рецензией на книгу о растительности пойм Монголии Миркина и др. (1980).

Все вышеизложенное указывает на органически свойственную «флористическим» классификациям чрезвычайно слабую информативность как по отношению к изученным фитоценозам, так и к соответствующим им биоценозам и биогеоценозам.

Поражает полное отсутствие учета структуры изучаемых сообществ при данном подходе к классификации. Так, в монографии «Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики» (1980) урема, столь характерная для пойм рек и представленная в Монголии *Populus suaveolens* и *P. laurifolia*, а также редколесьями из *Larix sibirica*, подчинена в качестве субассоциаций «безликой» луговой ассоциации Thalictrum simplex+Vicia cracca (оба последних вида с обширными палеарктическими ареалами).

К сожалению, во всех этих публикациях не приводится фактический материал, на основе которого установлены ассоциации, субассоциации и их варианты. Для пойм Монголии, например, это и невозможно, так как, по указанию авторов, было сделано более 3.5 тыс. геоботанических описаний, что допускает только машинную обработку материала. В западноевропейской литературе все указанные таксономические единицы выделяются только на основе тщательно выполненных описаний сравнительно небольшого количества конкретных участков. При анализе этого материала с помощью составления промежуточных таблиц для выделения дифференциальных и характерных видов перед исследователями и читателями все время находятся описания конкретных участков со всеми показателями, что облегчает работу по составлению общей характеристики ассоциаций и субассоциаций. Окончательные таблицы публикуются с приведением соответствующих конкретных описаний.

Таким образом, обширный материал по изучению растительности речных пойм Монголии, собранный упомянутыми авторами, не может быть использован другими исследователями, так же как и материалы по поймам других рек в разных регионах СССР, опубликованные указанными выше авторами.

Общая композиция флористических классификаций в упомянутых работах чрезвычайно затрудняет их использование в связи с тем, что видовые названия растений (биномы) в именительном падеже употребляются для разных целей: для названия видов как таковых, для названий классов, ассоциаций, субассоциаций и даже вариантов. Разбираться в этой путанице чрезвычайно трудно.

В своей известной очень хорошей монографии, посвященной классификации растительности, В. Д. Александрова (1969) дает подробный анализ классификационной системы Браун-Бланке в ее классическом виде, указывая как на положительные, так и на отрицательные стороны. Она, как и многие другие, справедливо подчеркивает одно из основных условий этой классификации, а именно «тщательность изучения объекта», напоминая, что «метод Браун-Бланке применим лишь в районах с исчерпывающе изученной флорой».[2]

Известный американский ботаник-эколог Whittaker в одной из своих уже упомянутых выше последних работ (Whittaker, 1975) (в сокращенном переводе Миркина и Розенберга: Уиттекер, 1980) также довольно подробно останавливается на флористической классификации фитоценозов Браун-Бланке. Он пишет о ней как о формальной, «являющейся всего лишь результатом творчества человека» (1980 : 146, 149). Однако он считает ее полезной в том отношении, что она дала возможность представителям школы Браун-Бланке создать для значительной части Европы единую классификацию растительности иерархического типа, подобную таксономической классификации растений. В то же самое время Р. Уиттекер подчеркивает, «что, поскольку природе свойственна индивидуальность видов и континуум растительности, подобный способ группирования видов и выделения типов сообществ должен быть оценен как более или менее произвольный. Классификация сообществ оправдывается не теоретическими предпосылками, а ее полезностью» (1980 : 147). Однако он неверно пишет, что в основу классификации кладется полный список видов, тогда как сторонники Браун-Бланке, хотя и составляют и публикуют полные списки видов пробных участков, используют в основном для целей классификации только характерные виды, на основе учета которых и устанавливают ассоциации. Уиттекер так же, как и Александрова, совершенно справедливо считает, что на основе классификации Браун-Бланке нельзя составить классификацию растительности не только всей нашей планеты, но и отдельных материков.

---

[2] Мы не уверены, что это условие всегда выполняется всеми исследователями, так как в этом случае флору объекта должен прекрасно знать сам геоботаник, работающий в поле.

Рассматривая вопросы классификации растительности, Whittaker приходит к выводу о необходимости определения наиболее крупных единиц классификации растительности, основанных уже не на видовом составе доминирующих или характерных видов, а на доминирующей и средообразующей жизненной форме, как, например, листопадные леса умеренной зоны, вечнозеленые леса умеренной зоны (мы считаем: субтропическая зона), злаковники умеренной зоны и др.

То, что Whittaker, как и многие другие авторы, подчеркивает физиономичность этих понятий, снижает их экологический смысл, так как по существу эти подразделения основываются на учете основных жизненных форм.

Эти единицы классификации он называет формациями, что не совпадает с понятиями формаций, предложенными советскими авторами, которые объединяют в них растительные сообщества с одинаковым видовым составом эдификаторов (доминирующих синузий).

Подводя итоги, я считаю, что существует несколько основных единиц классификации иерархического типа:

1) тип растительности, определяемый по основной экобиоморфе, создающей экологическую среду сообщества (фитосреду);

2) формация (в смысле, принятом советскими авторами), устанавливаемая по виду-доминанту (или нескольким видам) основной эдификаторной синузии (так как именно синузия, состоящая из этого вида или немногих видов, является эдификатором и создателем внутренней экологической среды сообщества);

3) ассоциация — основная классификационная единица растительности, базирующаяся на определенном видовом составе доминантов и характерных видов (во всех основных ярусах).

Необходимо также выделение субассоциаций, отличающихся некоторыми характерными видами, являющимися региональными или экологическими индикаторами.

Для уточнения состава характерных видов ассоциаций и субассоциаций, относящихся к той или иной формации, желательна обработка списков видов пробных участков по методу Браун-Бланке, как это было сделано З. В. Карамышевой (1967) при анализе флористического состава сухих степей Центрального Казахстана.

Необходимо отметить, что виды-доминанты, обладающие обширными ареалами и широкой экологической амплитудой, тем не менее являются хорошими индикаторами и климатических факторов, обусловливающих зональность растительного покрова на равнинах и поясность в горах, а также многие свойства почв. Это хорошо показано Карамышевой и Е. И. Рачковской (1973) для основных доминирующих дерновинных злаков степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника, образующих соответствующие формации этих степей (см. схему-вклейку между с. 16 и 17, 1973).

Мы не касаемся здесь тех единиц, которые должны быть установлены между этими тремя основными фитоценонами тип растительности—формация—ассоциация.

Мы считаем, что, применяя эти принципы, можно создать классификацию растительности для всего земного шара, основывая ее сначала на экобиоморфах и их подразделениях, а начиная с формации, — на видовом составе (ведь каждый вид мы можем рассматривать как конкретное воплощение той или иной экобиоморфы).

Ограничения при классификации растительных сообществ только флористическими критериями — характерными или диагностическими видами — без учета на средних уровнях классификации доминантных видов чрезвычайно обедняют эти классификационные построения. Последними не учитывается основная энергетическая роль растительности, от которой зависит существование всей органической жизни на Земле.

Таким образом, классификационные понятия сторонников классификации растительности на флористической основе не вписываются в современные представления о биоценозах и элементарных экосистемах (биогеоценозах), а в связи с этим они не имеют общебиологического значения.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. Л., Наука. — Ахтямов М. Х., Уразметов Р. В. (1981). Эколого-флористическая классификация луговой растительности Еврейской автономной области. Бот. ж., 66, 5. — Вернадский В. И. (1926). Биосфера. Л., Науч. химико-технич. отд. В. С. Н. Х. — Габбасов К. К., Миркин Б. М. (1974). Рец. *A. Jurko* (1973). Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia, Praha. Бот. ж., 59, 8. — Дарвин Ч. (1937). Происхождение видов. М.; Л., Сельхозгиз. — Карамышева З. В. (1967). Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке. Бот. ж., 52, 8. — Карамышева З. В., Рачковская Е. И. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., Наука. — Куркин К. А., Матвеев А. Р. (1981). Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов (систем.-иерарх. подход). Бюл. МОИП, отд. биол., 86, 4. — Лавренко Е. М. (1947). Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. бот., 15, 1. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Полевая геоботаника, 1. М.; Л., Наука. — Миркин Б. М. (1978). Метод классификации растительности по Браун-Бланке и современная отечественная фитоценология. Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 3. — Миркин Б. М. (1981). Теория и практика фитоценологии. М., Знание. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. Биология, 7). — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. М., Наука. — Міркін Б. М., Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1979). Актуальні питання класифікації рослинності. Укр. бот. ж., 36, 6. — Паршутина Л. П. (1981). Опыт флористической классификации пойменной растительности р. Чулым. Бот. ж., 66, 1. — Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики. (1980). Л., Наука. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). Л.; М. — Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. В кн.: Методические указания к изучению типов леса. М., Изд. АН СССР. — Сукачев В. Н. (1964). Основные понятия лесной биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., Наука. — Уиттекер Р. (1980). Сообщества и экосистемы. (Сокращенный перевод с английского Б. М. Миркина и Г. С. Розенберга). М., Прогресс. — Шеляг-Сосонко Ю. Р., Афанасьєв Д. Я., Соломаха В. А., Абрамова Л. М., Міркін Б. М. (1981). Характеристика фітоценозів заплавних лук р. Дніпро. Укр. бот. ж., 38, 2. — Шеляг-Сосонко Ю. Р., Афанасьев Д. Я., Соломаха В. А., Міркін Б. М. (1980). Класіфікація заплавних лук р. Дніпро на основі еколого-флористичних критеріїв. Укр. бот. ж., 37, 6. — Braun-Blanquet J. (1964). Pflanzensoziologie grundzüge der Vegetationskunde. Springer-Verlag. Wien—New York. — Braun-Blanquet J., Pavillard J. (1922). Vocabulaire de sociologie vegetale. Montpellier. — Ellenberg H. (1956). Angaben und Methoden der Vegetationskunde. In: H. Walter, Einführung in die Phytologie. Bd. IV, Teil 1. Stuttgart. — Jurko A. (1973). Multilaterale Differenziation als Gliederungeprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia, 45, 1. — Whittaker R. H. (1969). New concepts of kingdoms of organisms. Science, 163. — Whittaker R. H. (1975). Communities and Ecosystems. New York.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Получено 15 X 1981.

SUMMARY

We are to treat phytocoenoses as part of biocoenoses, that consists of photosynthesing organisms (plants), both higher and lower. The main property of plant communities, or phytocoenoses, is their primary biological productivity — the basis of the existence of the whole organic world.

The major part of biological productivity of phytocoenoses is created by the dominant species, most of which to a certain extent are also the environmental indicators.

In this connection the main dominant species are to be considered when classifying the phytocoenoses. Classification units, which base upon the dominant species of the edificative synusium (formation, sensu soviet geobotanists) are of primary importance in classification of plant communities when the specific names are used. When establishing a lower unit — association, it is necessary to take into consideration not only the dominants of the edificative synusium, but the dominants of all the rest quite clearly distinguished synusia, as well some most characte-

ristic species, which have no dominant importance. Subassociations are established on the basis of the account of the species, which are characteristic for some ecological conditions and regions.

Plant classification units of higher ranks (the type of the vegetation and its further subdivision) is to be established on the basis of the account of the main ecobiomorphae of the communities. The units, which have been established on the basis of the characteristic species only, do not belong to the concept of ecosystem.

УДК 581.331.2 : 582.998

Л. А. Куприянова, О. В. Чернева

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ПАЛИНОДЕРМЫ ВИДОВ РОДА *COUSINIA (ASTERACEAE)* В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ РОДА

L. A. KUPRIANOVA, O. V. TSCHERNEVA. POLLEN MORPHOLOGY AND ULTRASTRUCTURE OF PALYNODERMA IN THE SPECIES OF THE GENUS *COUSINIA* (*ASTERACEAE*) IN RELATION TO THE SYSTEMATICS OF THE GENUS

Проведено изучение морфологии пыльцы и ультраструктуры палинодермы 23 видов из 21 секции рода *Cousinia*. Показано наличие в роде двух типов пыльцы — Arctiastrum и Cousinia. Тип Arctiastrum отвечает основному типу пыльцы подтрибы *Carduinae*, в то время как тип Cousinia соответствует менее распространенному типу пыльцы этой подтрибы. Ультраструктура палинодермы видов рода *Cousinia* довольно однообразна, что свидетельствует о единстве рода, и типична для подтрибы *Carduinae*.

Большинство видов рода *Cousinia* Cass. — обитатели гор Средней и Передней Азии. Видовой состав рода очень богат; к роду относятся более 600 видов, из них около 280 произрастают в СССР.

Виды рода *Cousinia* — колючие многолетние травы, полукустарники, реже двулетники или однолетники. Как правило, они хорошо разграничены. Поражает также большое число эндемиков с очень небольшими ареалами.

Кузинии — насекомоопыляемые растения, опыляются жуками. Обычные местообитания видов — каменистые склоны гор, от предгорий до высокогорий. Только около 22 видов (из них 11 — однолетники) растут на равнинах, в пустынях и полупустынях, на закрепленных песках и в солонцеватых местообитаниях.

Общий облик большинства видов ксерофитный, он отражает определенную тенденцию в эволюции рода, развивающегося по пути ксерофитизации.

Было замечено, что, начиная с середины миоцена, в лесных флорах Средней Азии появляются травянистые растения. Их количество и разнообразие постепенно возрастали. Леса замещались травянистыми формациями (Пахомов, 1980).

Четвертичный период в Средней Азии был экологически особенно суровым. Продолжались обеднение состава древесной флоры и опустынивание равнинных территорий. В этих условиях формировался род *Cousinia*, являющийся одним из крупнейших в трибе *Cynareae* сем. *Asteraceae*. К сожалению, пыльцевые зерна рода *Cousinia* в геологических отложениях еще не были обнаружены.

Кузинии привлекли внимание многих систематиков, их изучали A. Bunge, E. Boissier, C. Winkler, М. В. Культиасов, С. В. Юзепчук, А. Л. Тахтаджян и др. О. В. Чернева (1962) обработала род для т. 27 «Флоры СССР», в котором описаны многие новые виды, установлены 41 секция и многочисленные ряды. Однако только после обзора K. Rechinger рода во «Flora Iranica» (1972, 1979) все многообразие рода становится обозримым. Надо сказать, что система рода окончательно еще не разработана, в связи с чем палинологические исследования весьма полезны.

Пыльца кузиний до настоящего времени изучалась только И. С. Штэпа, опубликовавшей 17 статей по морфологии пыльцы рода *Cousinia* и многих других родов трибы *Cynareae*.

ТАБЛИ

Признаки пыльцевых зерен

Вид	Секция	Форма	ПО, ЭД мкм	ПО/ЭД	Скульптура экзины
Тип Cousinia					
Cousinia orientalis (Adams) C. Koch	*Cousinia*	ПрЭ	(35.0)—48 (70.0) (28.0)—32 (36.0)	1.6	Мелкобугорчатая, почти гладкая
C. badghysi Kult.	*Badghysia* Tschern.	Э	50.4—54.0 36.0—39.6	1.5	То же
C. turcomanica C. Winkl.	*Leucocaulon* Tschern.	»	43.2—48.8—50.4 32.4—37.8	1.5	» »
C. hypopolia Bornm. et Sint.	*Leptocephalae* Tschern.	ПрЭ	36.0—43.2—46.8—50.4 32.4—36.6—39.6	1.8	» »
C. affinis Schrenk	*Leiocaules* Bunge	»	54.0—54.0 32.4—36.0	1.6	» »
C. alata Schrenk	*Chrysoptera* Tschern.	»	32.4—43.2—45.0—54.0 28.6—32.4	1.8	» »
C. gontscharowii Juz.	*Actinia* Bunge	»	30.6—32.4—34.6 21.6—25.2	1.6	» »
C. amoena C. Winkl.	*Homalochaetae* C. Winkl.	»	57.6—72.0 39.6—43.2	1.9	» »
C. rigida Kult.	*Lopholepis* Tschern.	»	57.6—61.2 36.0—39.6	1.7	» »
C. alaica Juz. ex Tschern.	*Stenoloma* Juz.	»	54.0—57.6 32.4—36.0	1.7	» »
C. aitchisonii C. Winkl.	*Lasiandrae* Bunge	»	54.0—64.8 39.6—43.2	1.6	» »
C. rosea Kult.	*Microcarpae* Bunge	»	57.6—61.2 39.6—43.2—45.0	1.6	» »
Тип Arctiastrum					
C. arctioides Schrenk	*Nanarctium* Juz. ex Tschern.	ПШ	43.2—45.0—50.4 43.2—43.2—50.4	1.0	Крупнобугорчатая
C. umbrosa Bunge	*Pseudarctium* Juz.	ШЭ	47.6—50.4 39.6—43.2	1.0	Крупнобугорчатая
C. anomala Franch.	*Ctenarctium* Juz.	»	54.6—61.2 36.0—46.8	1.1	То же
C. egregia Juz.	*Abolinia* Tschern.	»	46.8—54.0—64.8 39.6—43.2	1.0	» »
C. dolichophylla Kult.	То же	»	46.8—50.4 39.6—43.2	1.0	» »
C. horrescens Juz.	*Pectinatae* C. Winkl.	»	57.6—61.2 50.4—54.0	1.0	» »
C. alberti Regel et Schmalh.	То же	»	54.0—61.2 39.6—43.2	1.2	» »
C. triflora Schrenk	*Oligantha* Juz.	»	50.4—54.0 46.8—50.4	1.0	» »
C. karatavica Regel et Schmalh.	*Chrysis* Juz.	»	54.0—57.6 43.2—46.8	1.1	» »
C. grandifolia Kult.	*Amberbopsis* Tschern.	»	50.4—57.6 43.2—45.0	1.2	» »
C. fedtschenkoana Bornm.	*Olgaeopsis* Tschern.	»	57.6—61.2—64.8 39.6—43.2—46.8	1.2	» »

Примечание. Пыльца обработана ацетолизным методом. ПО — полярная ось, ЭД — экваториаль

ЦА 1

видов рода *Cousinia*

Апертура	Электронномикроскопические данные		Деформация, %	Место сбора, год, коллектор
	СЭМ	ТЭМ		
3-бороздно-порово-оровая	Поверхность экзины мелкобугорчатая или шипиковатая, почти гладкая или с перфорациями	Структура слоев экзины (описание относится ко всем видам) 1) подстилающий слой 2) базальные колумеллы, разветвленные в верхней части 3) гранулярно-анастомозирующий слой 4) слой узелковатых извилистых столбиков 5) плотная покровная перфорированная мембрана	5—7	Тифлис, 1928, Гроссгейм
То же			6—8	Бадхыз, оз. Ер-Ойлан-Дуз, 1969, Горелова
» »			3	Туркмения, ст. Искандер, 1952, Родин
» »	То же		5	Копетдаг, хр. Монжуклы, № 3151, 1974, Иконников
» »	» »		10—15 (19)	Джунгарский хр., горы Тюлькулы, 1956, Голосков
» »	» »		10—16	Джезказган, Бетпакдала, пески Муюн-Кум, 1976, Камелин и др.
» »	» »		40—50	Хр. Бабатаг, № 684, 1936, Лепешкин и др.
» »	» »		25 (мало пыльцы)	Зеравшанский хр., р. Атакулак, 1929, Дробов
» »	» »		3—8	Таласский Алатау, ущ. Кур-Бокаир, 1947, Попова
» »	» »		15—20 (мало пыльцы)	Ошский р-н, 1936, Байковская, Шмидт
» »	» »		20—45	Бадхыз, Керлекский родник, 1972, Горелова
» »	» »		18—20 (30)	Яккабаг, кишлак Бова-Шоды, 1897, Липский
3-бороздно-поровая	Поверхность экзины крупнобугорчатая, с перфорациями		4—6	Окр. Джезказгана, р. Кумула, № 6424, 1976, Камелин и др.
3-бороздно-поровая	Поверхность экзины крупнобугорчатая, с перфорациями		2—3	Копетдаг, р. Сумбар, № 2970, 1974, Иконников
То же	То же		10—15	Зеравшанский хр., кишлак Пагна, 1932, Овчинников и др.
» »	» »		5—8	Кураминский хр., между р. Сырдарья и пер. Камчик, № 304, 1962, Бочанцев
» »	» »		5	Угамский хр., долина Пскема, № 265, 1972, Камелин
» »	» »		9—12	Угамский хр., по Пскему, № 286, 1972, Камелин
» »	» »		2—3 (10)	Тянь-Шань, 1926, Гранитов
» »	» »	Гранулярно-анастомозирующий слой отсутствует	5—6	Окр. Джамбула, Тек-Термез, 1971, Камелин
» »	» »		2—4	Карсакпайское плато, № 6629, 1976, Камелин и др.
» »	» »		11 много разрушен	Каратау, Букун-Тау, № 510, 1931, Павлов
» »	» »		37—40	Гиссарский хр., р. Ханака, № 372, 1948, Никитин и Борисова

ный диаметр, ПШ — почти шаровидная, ШЭ — шаровидно-эллиптическая, ПрЭ — продолговато-эллиптическая.

Наиболее интересна работа Штэпа (1977) по изучению пыльцы всех представителей подтрибы *Carduinae* — 25 родов из 26, известных во флоре СССР и изученных ею со световым микроскопом. В результате исследования она пришла к выводу, что почти все роды этой подтрибы, кроме *Cousinia*, имеют более или менее один тип пыльцы. По ее мнению, в роде *Cousinia* наблюдается два типа пыльцы: 1 — «тип orientalis», тяготеющий к пыльцевым зернам некоторых представителей подтрибы *Centaureinae*, 2 — «тип arctioides», сходный с типом пыльцы рода *Arctium* L. Разделение пыльцы рода *Cousinia* на два типа правильно, и мы с этим вполне соглашаемся. Однако названия типов, с нашей точки зрения, не совсем удачные, лучше давать названия от имен подродов или родов. Заслуживает внимания вывод Штэпа об установлении у большинства видов рода *Cousinia* значительного количества дефектной пыльцы, иногда доходящего до 40 и даже до 100%, в связи с чем автор исследования высказала предположение об апомиксисе в этом роде (Штэпа, 1975, 1980). Мы также заметили у пыльцы видов рода *Cousinia* большое число деформированных зерен (табл. 1). На электронных микрографиях иногда можно видеть зерна с нефункционирующими апертурами, лишенными пор в бороздах (рис. 1, *3*, *4* и 2, *1* — см. вклейки). Явление гибридизации у видов рода *Cousinia* несомненно имеет место, что же касается апомиксиса (Хохлов, 1968; Хохлов и др., 1978), то для его установления нужны специальные эмбриологические исследования. Деформация пыльцевых зерен может служить лишь наводящим указанием, а не доказательством его присутствия.

В статье G. Wagenitz (1976) по систематике и филогении астровых автор указывает, что имеется два основных направления эволюции пыльцы этого семейства:[1] редукция шипов на поверхности экзины и утрата базальных колумелл с последующим образованием в ней полостей. Видимо, следует добавить к этому еще и эволюцию сложных апертур, проявляющуюся в переходе от двучленной апертуры, бороздно-поровой (apertura colporata) к трехчленной, бороздно-порово-оровой (apertura colporato-orata).

Двучленные апертуры имеются у пыльцы древних триб и подтриб астровых, например у представителей подтрибы *Gnaphaliinae* трибы *Inuleae* (Кирпичников, Куприянова, 1950), у родов *Petasites* Mill., *Nardosmia* Cass. из трибы *Senecioneae* и некоторых других. У более прогрессивных родов трехчленные апертуры доминируют, как, например, у родов *Echinops* L., *Centaurea* L., *Serratula* L. и многих других.

Эволюция сложных апертур астровых шла также и по пути укорачивания меридиональных борозд, перехода их к коротким бороздкам, в то время как поры и оры почти не претерпевали изменений. Все описанные выше эволюционные тенденции замечаются и в подтрибе *Carduinae*.

Наибольшее таксономическое значение у пыльцы астровых имеет тончайшее внутреннее строение слоев экзины. Строение это очень разнообразно и дает большой материал для суждения о внутрисемейственных связях. Как известно, почти каждое семейство двудольных имеет свой тип внутреннего строения экзины, тогда как у семейства астровых эта внутренняя структура более разнообразна; она различается даже в пределах отдельных триб.

Одна из особенностей строения экзины астровых — наличие в ней просветов — так называемых полостей (cava). На основании этого признака можно подразделить экзину семейства на две крупные группы — экзина полостная (exina cavata) и бесполостная (exina incavata). Образование полостей происходит в результате редукции ряда стерженьков — толстых базальных колумелл (columellae basales), и тем самым достигается облегчение ее массивной, толстой структуры. Полость в экзине — признак вторичный. Образование полостей, по-видимому, может проявляться параллельно и независимо у пыльцы разных групп.

Бесполостная экзина присуща пыльце представителей более древних триб, таких как *Heliantheae*, *Inuleae*, *Senecioneae* и *Cynareae*. Если у первых трех триб бесполостная экзина встречается одновременно с полостной, то триба *Cyna-*

---

[1] Третье направление эволюции пыльцы семейства касается преобразований в трибе цикориевых, которые в данной статье не обсуждаются.

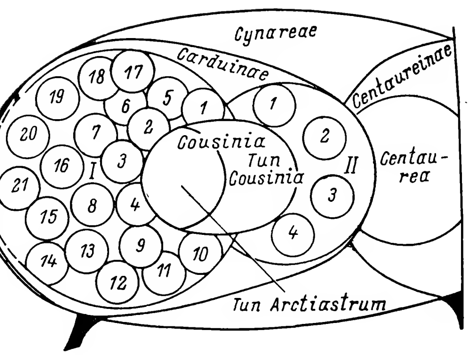


Рис. 3. Связи рода *Cousinia* с родами подтрибы *Carduinae* по палиноморфологическим данным (по материалам флоры СССР).

Группа родов *I* (пыльцевые зерна почти шаровидные, с крупнобугорчатой поверхностью экзины и с преобладанием 2-членных апертур). *Cousinia* (тип Arctiastrum): *1 — Arctium*, *2 — Anura*, *3 — Hypacanthium*, *4 — Schmalhausenia*, *5 — Saussurea*, *6 — Jurinea*, *7 — Jurinella*, *8 — Perplexia*, *9 — Nikitinia*, *10 — Carduus*, *11 — Alfredia*, *12 — Olgaea*, *13 — Cirsium*, *14 — Notobasis*, *15 — Picnomon*, *16 — Lamyropappus*, *17 — Ancathia*, *18 — Modestia*, *19 — Cynara*, *20 — Silybum*, *21 — Onopordum*. Группа родов *II* (пыльцевые зерна продолговато-эллипсоидальные, с мелкобугорчатой или почти гладкой поверхностью экзины и с преобладанием 3-членных апертур). *Cousinia* (тип Cousinia): *1 — Lipskyella*, *2 — Polytaxis*, *3 — Ptilostemon*, *4 — Pilostemon*.

reae отличается тем, что все ее представители имеют бесполостную экзину, за исключением одного лишь типа пыльцы рода *Centaurea* (Erdtman, 1954; Wagenitz, 1955). Для более эволюционно подвинутых триб — *Vernonieae*, *Eupatorieae*, *Astereae*, *Calenduleae*, *Arctotideae* — полостность экзины — весьма характерное явление. Доминирование бесполостной экзины указывает на древность трибы *Cynareae*. Существенно и то, что у пыльцы некоторых семейств, рассматриваемых в качестве предшественников *Asteraceae* (*Calyceraceae*, *Apiaceae*, *Brunoniaceae*, *Valerianaceae*, *Dipsacaceae* и *Caprifoliaceae*), отсутствуют полости в экзине и их зерна, как почти всех двудольных, бесполостные.

Триба *Cynareae* — одна из крупных триб семейства, охватывающая более 80 родов и 2600 видов. Изученность пыльцы трибы еще очень слабая, но некоторые основные закономерности в ее морфологии уже намечаются. Подтриба *Carduinae*, куда собственно и относится род *Cousinia*, не так велика. Особый интерес представляют ее крупные роды *Cirsium* Mill., *Carduus* L., *Jurinea* Cass., *Saussurea* DC., *Arctium*, *Cousinia*. К сожалению, сведения по ультраструктуре внутренних слоев их спермодермы очень скудные. В литературе имеются только микрографии срезов спородермы родов *Centaurea*, *Arctium* и *Cirsium*. По внешнему строению пыльцевые зерна *Carduinae* разбиваются на две группы.

Первая, типовая, группа — более крупная; для нее характерны пыльцевые зерна с короткой полярной осью, более или менее шаровидной или треугольно-шаровидной формы, с крупной шипиковато-бугорчатой скульптурой и, по-видимому, 2-членной сложной апертурой. В эту группу из встречающихся в СССР входят роды *Carduus*, *Anura* (Juz.) Tschern., *Arctium*, *Jurinea*, *Cirsium*, *Saussurea*, *Hypacanthium* Juz., *Schmalhausenia* C. Winkl., *Notobasis* Cass., *Picnomon* Adans., *Jurinella* Jaub. et Spach, *Cynara* L., *Silybum* Adans., *Ancathia* DC., *Alfredia* Cass., *Perplexia* Iljin, *Nikitinia* Iljin, *Onopordum* L., *Modestia* Charadze et Tamamsch., *Olgaea* Iljin, *Lamyropappus* Knorr. et Tamamsch., *Cousinia* (тип Arctiastrum).

Другая группа родов подтрибы *Carduinae* не так велика; она имеет пыльцевые зерна, сходные с зернами рода *Centaurea*. Эти зерна длинно-полярно-осевые, продолговато-эллипсоидальной формы, со сглаженной шипиковатой скульптурой и 3-членными сложными апертурами. К этой группе относятся роды *Ptilostemon* Cass. (=*Lamyra* (Cass.) Cass.), *Polytaxis* Bunge, *Pilostemon* Iljin, *Lipskyella* Juz., *Cousinia* (тип Cousinia).

Первая группа более древняя, вторая — более эволюционно подвинутая. Отмеченные направления в эволюции пыльцевых зерен в подтрибе *Carduinae*, по-видимому, имеют большое филогенетическое значение для всей трибы *Cynareae* (рис. 3).

Интерес представляет то, что подобная же картина имеет место и в подтрибе *Centaureinae*. Е. М. Аветисян (1964), а еще раньше Wagenitz (1955) заметили, что все роды подтрибы *Centaureinae* по строению пыльцевых зерен как бы укладываются в рамки типов пыльцы рода *Centaurea*. Для видов рода с пыльцой типа Cousinia известны (Чуксанова, 1969) хромосомные числа 2n=18, 20, 26 и 36, тогда как у исследованных трех видов, обладающих пыльцой типа Arctiastrum, 2n=26 и 36.

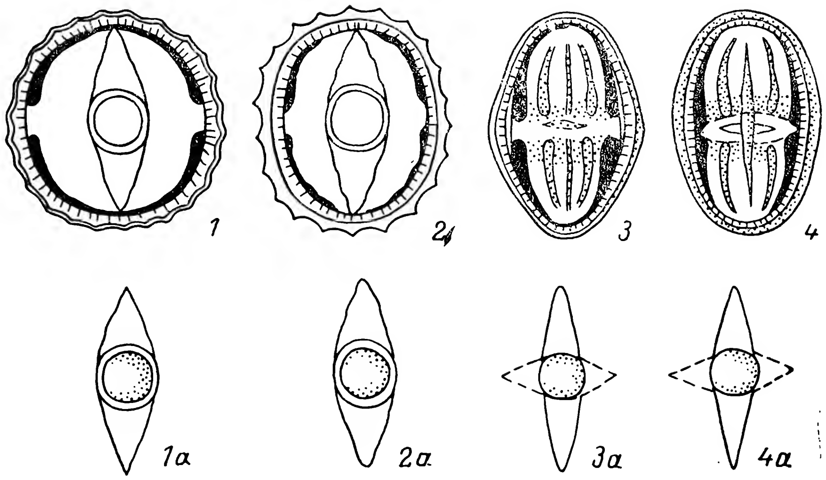


Рис. 4. Типы пыльцевых зерен родов *Cousinia*, *Arctium*, *Centaurea*.

1 — *Arctium* тип Arctium, *2* — *Cousinia* тип Arctiastrum, *3* — *Cousinia* тип Cousinia, *4* — *Centaurea* тип Cyanus. Апертура: *1a*, *2a* — бороздно-поровая; *3a*, *4a* — бороздно-порово-оровая.

В заключение остановимся на вопросе о том, как систематики рассматривали родственные связи и объем рода *Cousinia*.

Большинство систематиков — Bunge (1865), Boissier (1875), Winkler (1897), Юзепчук (1940) и Rechinger (1972, 1979) — считали род *Cousinia* единым, разделяя его виды лишь на секции; это было сделано и во «Флоре СССР» (1962) Черневой. Другие систематики — O. Kuntze (1891) и П. П. Поляков (1967)— объединяли род *Cousinia* с родом *Arctium*. Тахтаджян (1937) указал на тесную филогенетическую связь горно-мезофильной группы видов рода *Cousinia* с родом *Arctium*. Штэпа (1967, 1969, 1977) на основании палинологических данных пришла к выводу, что пыльца рода *Cousinia* типа «arctioides» (мезофильные виды) близка к пыльце рода *Arctium* и что вопрос о родовой принадлежности видов, имеющих этот тип пыльцы, требует специального изучения.

Наша точка зрения, основанная на палинологических и систематических данных, подтверждает в основном выводы Штэпа и заключается в следующем: род *Cousinia* гетерогенный. Его характеризуют два типа пыльцы — тип Arctiastrum и тип Cousinia. Тип пыльцы Arctiastrum тяготеет к типу пыльцы рода *Arctium*, тогда как тип пыльцы Cousinia — к типу пыльцы рода *Centaurea* (*C. cyanus*) (рис. 4, табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Палиноморфологические признаки, служащие для разделения типов пыльцы родов *Arctium*, *Cousinia*, *Centaurea*

Признаки	*Arctium* (тип Arctium)	*Cousinia* (тип Arctiastrum)	*Cousinia* (тип Cousinia)	*Centaurea* (тип Cyanus)
Поверхность экзины	Крупнобугорчатая, бугры ширококонические, сглаженные, на мезокольпиуме 4 бугра	Крупнобугорчатая, бугры ширококонические, заостренные, на мезокольпиуме 5—6 бугров	Почти гладкая, мелкошиповатая (СЭМ)	
Поры	Округлые, крупные		Округлые, мелкие	
Оры	—	—	Экваториально вытянутые	
Борозды	Короткие, широкие, на концах притупленные	Короткие, широкие, оттянуто заостренные	Длинные, узкие	
Ребра	—	—	Ребра заметные	
Экзина	Базальные колумеллы ветвистые почти от основания (ТЭМ), надпокров тонкий (СМ)	Базальные колумеллы ветвистые почти от основания и в верхней части (ТЭМ), покров толстый (СМ)	Базальные колумеллы ветвистые в верхней части (ТЭМ)	
Форма пыльцевого зерна	Шаровидная	Широкоэллипсоидальная	Продолговато-эллипсоидальная	

Оба типа пыльцы рода *Cousinia* объединяются более древним признаком — особенностью ультраструктуры палинодермы. Ультраструктура пыльцы рода *Cousinia* в общем плане отражает основные закономерности ультрастуктуры палинодермы других представителей подтрибы *Carduinae* (рис. 5; 6 — см. вклейку).

Материал и методика

Пыльца была взята с гербарных образцов Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и обработана для исследования со световым микроскопом (СМ) ацетолизным методом (Erdtman, 1952) и методом фиксации спиртом с последующим окрашиванием основным фуксином. Для изучения всех структурных особенностей пыльцевых зерен с СМ недостаточно одного ацетолизного метода, так как он вносит большие изменения, а иногда наступает полное разрушение некоторых элементов структуры зерен, особенно страдают при этом апертуры и их мембраны.

При подготовке пыльцы с гербарных образцов к съемке с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) пыльцу не ацетолизировали, а только смачивали 70° спиртом, слегка подсушивали и затем напыляли золотом. Микрофотографирование производили со сканирующим электронным микроскопом CWYK-SKAN 100/2.

Для изучения ультратонких срезов пыльцевой материал подготовляли следующим образом: помещали в 3% раствор глутаральдегида, приготовленного на фосфатном буфере при pH 6.9—7.4 на 6 ч. Затем после 3-кратного промывания в этом же буфере проводили постфиксацию в OsO_4 в течение 12 ч при t=3—5° С. Зафиксированный материал проводили через спирты и ацетон и заливали в эпоксидную смолу эпон. Ультратонкие срезы получены с помощью ультрамикротома (Reichert). Срезы окрашивали 2% раствором уранилацетата и цитратом свинца по Рейнольдсу, затем исследовали с помощью электронного трансмиссионного микроскопа JEM-7A.

Результаты исследования и их обсуждение

Род *Cousinia*

Пыльцевые зерна рода представлены двумя типами: типом Cousinia и типом Arctiastrum. Общим признаком для пыльцевых зерен рода является, очевидно, только ультраструктура палинодермы.

I тип Cousinia

Пыльцевые зерна 3-бороздно-порово-оровые, продолговато-эллипсоидальные или эллипсоидальные, полярная ось (32.4) 43.2—64.8 (72.0) мкм, экваториальный диаметр (28.6) 32.4—36.0 (45.0) мкм; отношение полярной оси к экваториальному диаметру (ПО/ЭД) 1.5—1.9. Апертура трехчленная, борозда длинная, узкая, почти доходящая до полюсов, с заостренными концами, края борозды почти параллельные, около поры не раздвинутые; ора 13.6 мкм в наибольшем диаметре, пора округлая, небольшая, около 2.5—3.0 мкм в диам. Экзина толстая, 9.0—11.9 мкм на экваторе, на полюсе заметно утончается — 3.4 мкм, скульптура очень мелкобугорчатая, зернистая или поверхность пыльцы почти гладкая. Нэкзина значительно утолщена по краям борозд на экваторе зерен и по краям ор, создавая характерные ребра (costae).

СЭМ. Трехчленность апертуры подтверждается наличием округлого порового отверстия, из которого выпячивается протопласт, покрытый поровой мембраной (рис. 2, *2*, *5*; рис. 7, *1*, *2*, *3* — см. вклейки), оры на микрографиях не видны. Скульптура экзины мелко-, часто- или редкобугорчатая (рис. 2, *4*, *5*), между бугорками поверхность экзины гладкая или покрыта мелкими углублениями (рис. 2, *3*).

ТЭМ. Базальные колумеллы (стерженьки) толстые, сильно ветвящиеся от основания (рис. 7, *4—6*). Надпокровная мембрана почти цельная, мелковолнистая (рис. 7, *4—6*).

Деформация пыльцевых зерен значительная, часто достигает 30—50% и более.

II тип Arctiastrum

Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые, широкоэллипсоидальные или почти шаровидные, полярная ось (43.2) 50.4—54.0 (64.8) мкм, экваториальный диаметр 36.0—54.0 мкм; ПО/ЭД 1.0—1.2. Апертура двучленная, борозда широкая, большей частью короткая, к концам тонко оттянуто заостренная, в центре расширенная и огибающая крупную округлую ободковую пору 7.2—8.0 мкм в диам.[2] (рис. 1, *1*, *2*, *6*; рис. 8, *1*, *5*, *6* — см. вклейку). Экзина толстая, 7.2—10.2(11.9) мкм на экваторе, на полюсах несколько утончается — 5.1—5.9 мкм; скульптура крупнобугорчатая, бугорки широко- и короткоконические, на верхушке заостренные. Незначительные утолщения нэкзины по краям борозд на экваторе прерываются в области поры.

СЭМ. Скульптура экзины редко- и крупнобугорчатая (рис. 1, *1—6;* 8, *1—6*), на мембране борозды крупнозернистая (рис. 1, *2*), между бугорками имеются небольшие глубокие ямки, более или менее одинакового диаметра (рис. 8, *2—4*).

ТЭМ. Базальные колумеллы толстые, ветвящиеся только в верхней части (рис. 6, *1*, *3*, *4*). Надпокровная мембрана мелкоперфорированная, ровная (рис. 5, *1*, *2*).

Деформация пыльцевых зерен этого типа небольшая (табл. 1).

Ультраструктура палинодермы пыльцевых зерен рода Cousinia

Данные ТЭМ. Интина двуслойная, состоит из тонкой настоящей интины (euintina) и более толстой наружной интины (exintina).

Над наружной интиной виден тонкий плотный слой внутренней нэкзины ($nexina_3$) (рис. 6, *1*), выше лежит толстый слой средней нэкзины ($nexina_2$), ламеллятный в верхней части; этот слой образует ребра (costae) у пыльцы типа Cousinia. Сэкзина состоит из подстилающего слоя (pedicularium), более или менее равномерно утолщенного, от него отходят массивные базальные колумеллы (columellae basales), которые у пыльцы типа Arctiastrum разветвлены в верхней части, нижняя их часть колоновидная (рис. 6, *1*, *3*, *4*), выше базальных колумелл лежит гранулярно-анастомозирующий (granuloso-anastomosans) слой (рис. 6, *1*, *5*, *6*). Особенно выделяется ультраструктура пыльцевых зерен *C. triflora*, пыльца которой относится также к типу Arctiastrum. Отличия структуры экзины *C. triflora* заключаются в почти полном отсутствии гранулярно-анастомозирующего слоя и в незначительной высоте верхнего слоя столбиков (bacula) (рис. 6, *4*). Столбики всегда сверху прикрыты надпокровной мембраной, имеющей небольшие перфорации (рис. 6, *2*, *4*), либо перфорации не заметны (рис. 7, *5—6*).

Мы не употребляем термина «тектум» (tectum), предложенного К. Фегри (1957) для многослойных покровов пыльцы *Asteraceae*, потому что понятие, соответствующее этому термину, не отвечает какому-либо обособленному образованию, хотя применение этого термина до некоторой степени удобно. Надо также заметить, что термин тектум уже был использован для покрышек крупных борозд пыльцы однодольных растений (Куприянова, 1948 : 176).

Данные СЭМ. Пыльцевые зерна типа Arctiastrum имеют крупные, ширококонические шипы наверху с заострением, между шипами видно значительное количество мелких округлых отверстий (рис. 1, *5*; 8, *2—4*). У пыльцевых зерен типа Cousinia шипы не заметны при СМ, но при СЭМ они прослеживаются в виде небольших бугорков (рис. 7, *1*, *5*), округлые отверстия между шипами менее многочисленные и менее заметные.

---

[2] Диаметр поры дан на основании изучения препаратов пыльцы, обработанных методом спиртовой фиксации и последующим окрашиванием основным фуксином.

ЛИТЕРАТУРА

Аветисян Е. М. (1964). К палиносистематике некоторых родов подтрибы *Centaureinae* семейства *Asteraceae*. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 14. — Аветисян Е. М. (1980). Палинология семейства *Calyceraceae*. В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л., Наука. — Кирпичников М. Э., Куприянова Л. А. (1950). Морфолого-географические и палинологические данные к познанию подтрибы гнафалиевых. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 9. — Куприянова Л. А. (1948). Морфология пыльцы однодольных растений. (Материалы к филогении класса). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 7. — Куприянова Л. А., Алешина Л. А. (1972). Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР, 1. Л., Наука. — Пахомов М. М. (1980). Палеогеографические аспекты истории растительности гор Средней Азии (на примере Памиро-Алая). Бот. ж., 65, 8. — Поляков П. П. (1967). Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата, Наука. — Тахтаджян А. Л. (1937). Род *Cousinia* Cass. и его кавказские представители. Тр. Арм. фил. АН СССР, биол. сер., 2. — Фегри К. (1957). Морфология пыльцы для практических целей. Бот. ж., 42, 1. — Хохлов С. С. (1968). Закономерности распространения апомиксиса в семействе сложноцветных. Уч. зап. Ульяновск. гос. пед. инст., 23, 3. — Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. (1978). Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов, Изд. Саратов. унив. — Чернева О. В. (1962). Род Кузиния — *Cousinia* Cass. В кн.: Флора СССР, 27. М.; Л., Изд. АН СССР. — Чернева О. В. (1974). Краткий анализ географического распространения видов рода *Cousinia* Cass. Бот. ж., 59, 2. — Чуксанова Н. А. (1969). *Cousinia* Cass. В кн.: Хромосомные числа цветковых растений. Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука. — Штэпа И. С. (1967). Палинологические данные к систематике рода *Cousinia* Cass. (по кавказским представителям). Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 26. — Штэпа И. С. (1969). К вопросу родства родов *Arctium* L. и *Cousinia* Cass. по признакам пыльцы. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 27. — Штэпа И. С. (1973). О естественных границах между родами *Cousinia* и *Arctium* на основе палинологических данных. В кн.: Морфология пыльцы и спор современных растений. Л., Наука. — Штэпа И. С. (1975). К вопросу выявления апомиктичных видов и форм среди сложноцветных (род *Cousinia* Cass.). В кн.: Апомиксис и цитоэмбриология растений, 3. Саратов, Изд. Саратов. унив. — Штэпа И. С. (1977). Палинологические материалы к систематике *Cynareae* — *Carduinae* (*Compositae*). В кн.: Палинологические исследования в Грузии. Тбилиси, Мецниереба. — Штэпа И. С. (1980). К вопросу дефектности пыльцы в роде *Cousinia* Cass. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 36. — Юзепчук С. В. (1940). Предварительная таблица для определения и перечень Памироалайских видов рода *Cousinia* Cass. Тр. Тадж. базы, 8. — Boissier E. (1875). Flora Orientalis, 3. Genevae et Basileae. — Bolick M. R. (1978). Taxonomie, evolutionary, and functimae considerations of *Compositae* pollen ultrastructure and sculpture. Pl. Syst. Evol., 130. — Bunge A. (1865). Übersichtliche Zusammenstellung der Arten der Gattung *Cousinia* Cass. Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 9, 2. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy — Angiosperms. Stockholm. — Erdtman G. (1954). Same remarks on terms, diagnoses, classification, and methods in palynology. Svensk Bot. Tidskr., 48, 2. — Kuntze O. (1891). Revisio generum plantarum. . ., 1. Leipzig. — Rechinger K. H. (1972). *Cousinia* Cass. In: Flora Iranica, 90. Graz. — Rechinger K. H. (1979). *Cousinia* Cass. In: Flora Iranica, 139a. Graz. — Rowley I. R., Dahl A. O. (1977). Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycocalyx material. Pollen et spores, 19, 2. — Skvarla I. I., Turner B. L. (1966). Systematic implications from electron microscopic studies of *Compositae* pollen. A review. Ann. Missouri Bot. Gard., 53. — Skvarla I. I., Turner B. L., Patel V. C., Tomb A. S. (1978). Pollen morphology in the *Compositae* and in morphologically related families. In: Heywood V. H., Harborne L. B., Turner B. L. (eds.). The Biology and chemistry of the *Compositae*, 1. London etc. — Stix E. (1960). Pollenmorphologische Untersuchungen an *Compositen*. Grana Palynologica, 2, 2. — Wagenitz G. (1955). Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea* L. s. I. Flora oder allgemeine botanische Zeitung, 142, 2. — Wagenitz G. (1976). Systematics and phylogeny of the *Compositae* (*Asteraceae*). Plant. Syst. Evol., 125. — Winkler C. (1893). Synopsis specierum generis *Cousiniae* Cass. Acta Horti Petropol., 12, 2. — Winkler C. (1897). Mantissa synopsis specierum generis *Cousiniae* Cass. Acta Horti Petropol., 14, 2. — Wodehouse R. (1935). Pollen grains. N. Y.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Получено 16 III 1981.

SUMMARY

The study on the pollen morphology and the ultrastructure of palynoderma of 23 species belonging to 21 sections of the genus was carried out. The two types of pollen — Arctiastrum and Cousinia — have been shown to be present in the genus. The type Arctiastrum corresponds to the main pollen type of the subtribe *Carduinae*, whereas the type Cousinia is identical with the less common type of pollen of this subtribe. The ultrastructure of palynoderma of the species of *Cousinia* is quite similar, which proves the homogeneity of the genus, and is typical for the subtribe *Carduinae*.

УДК 581.9 (371.15)

А. В. Галанин, Л. В. Марина

АРЕАЛОГИЧЕСКИЙ И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ХРЕБТА КУРКУРЕ (ВОСТОЧНЫЙ АЛТАЙ)

A. V. GALANIN, L. V. MARINA. AREALOGICAL AND ECOLOGO-COENOTICAL CORRELATIVE ANALYSIS OF THE FLORA OF THE KURKURE MOUNTAIN RANGE (EASTERN ALTAI)

Распределение видов локальной флоры по ареалогическим и эколого-ценотическим элементам рассматривается как два аспекта структуры флоры хр. Куркуре. С помощью метода хи-квадрат проведен сопряженный анализ этих структур. Обсуждаются вопросы генезиса флоры и растительности этого района.

Данной публикацией мы продолжаем серию статей о флоре и растительности хр. Куркуре (Галанин, 1979; Галанин и др., 1979а, б). Хр. Куркуре расположен в пределах геоботанической провинции Юго-Восточный Алтай в центре геоботанического округа Чулышманского плоскогорья (Куминова, 1960). Алтай как горная страна сформировался в результате активных тектонических движений альпийского орогенеза (Ефимцев, 1961). В конце плиоцена степи Юго-Восточного Алтая, островные степи Приенисейской Сибири и Тувы вместе со степями Забайкалья представляли собой единую область и развивались под влиянием древнего центральноазиатского пустынно-степного центра (Положий, 1972; Пленник, 1976).

К началу плейстоцена Юго-Восточный Алтай и Тува оказались изолированными от флоры Южной Сибири мощными горными поднятиями. В северных предгорьях Горного Алтая и Саян в это время были распространены массивы хвойно-широколиственных лесов, а значительная часть территории Южной Сибири была занята таежной флорой современного типа (Соболевская, 1958). В высокогорном поясе условия не благоприятствовали развитию ни степной растительности, ни лесной. Здесь началось формирование флоры альпийского пояса (Соболевская, 1958; Куминова, 1960). Древнее ядро высокогорной флоры Алтая сложилось в конце плиоцена—начале плейстоцена (Положий, 1972; Пленник, 1976). Во время максимального плейстоценового оледенения имели место контакт высокогорных флор с арктическими и обмен видами (Толмачев, 1958).

В позднем плейстоцене район вновь покрывался ледником (Ефимцев, 1961). В межледниковье климат был сухой, что вызвало миграцию видов степной флоры, которые из Монголии и Тувы проникли в Юго-Восточный Алтай, и в частности в долину р. Чулышман и Телецкого озера. Долина Чулышмана возникла в результате тектонического разлома в межледниковый период в середине плейстоцена (Куминова, 1963). Из северных предгорий в межледниковую эпоху в долину Чулышмана и Телецкого озера, по всей вероятности, мигрировали представители комплекса черневой тайги, среди которых были представители группы третичных реликтов.

Новое оледенение, вероятно, не было слишком мощным. К этой мысли склоняется ряд исследователей. Об отсутствии покровного оледенения Алтае-Саянской горной страны в плейстоцене говорит нахождение неморальных реликтов третичного возраста на юге Красноярского края и в Туве (Ильин, 1941; Куминова, 1963; Красноборов, 1977). И. М. Красноборов (1976) также считает, что в ледниковую эпоху значительные территории хр. Осевой Западного Саяна не были покрыты ледником и здесь создались условия для свободного обмена арктоальпийскими и альпийскими видами. П. А. Никитин (1938) на основании анализа нижнечетвертичных отложений с низовий р. Иртыш приходит к выводу о необычайной устойчивости климата Сибири в течение всего квартера. Больших климатических колебаний, сколько-нибудь сходных с таковыми в Европе, в Сибири, по всей вероятности, не было.

Таким образом, исследованный нами район весьма типичен для высокогорий Восточного Алтая, расположен на перекресте миграционных путей многих видов. Поэтому детальный анализ его флоры представляет значительный интерес как в узкорегиональном, так и в общем плане. Ареалогическому и генетическому анализу флоры Горного Алтая и прилегающих территорий посвящена обширная литература (Крылов, 1891, 1905, 1931; Ревердатто, 1921, 1934, 1940, 1947, 1960, 1965; Ильин, 1941, 1958; Альбицкая, 1946; Куминова, 1946, 1957, 1960, 1963; Соболевская, 1946, 1947, 1948, 1949, 1950, 1958; Калинина, 1948; Шретер, 1953; Положий, 1964а, 1972; Малышев, 1968; Положий, Крапивкина, 1971, 1978; Пленник, 1976; Красноборов, 1977, и др.). История флоры и растительности этого региона в общих чертах установлена, выявлены основные этапы формирования флоры, характер и роль миграционных потоков, роль автохтонного видообразования.

В нашу задачу входило выявление особенностей генезиса растительного покрова хр. Куркуре в послеледниковую эпоху на фоне общих закономерностей, установленных предыдущими исследователями.

Изучение географического распространения видов (Крылов, 1927—1964; Черепнин, 1957—1967; «Арктическая флора СССР», 1960—1975; «Растения Центральной Азии», 1963—1977; Малышев, 1965, 1968б; Егорова, 1968; Скворцов, 1968; Коропачинский, 1975; Оразова, 1975; Красноборов, 1976; Цвелев, 1976; «Ареалы деревьев и кустарников СССР», 1977; Еленевский, 1978; Седельников, 1979; Липшиц, 1979, и др.) позволило выявить следующие типы географических ареалов.

1. Циркумполярные и почти циркумполярные плюризональные и бореальные виды, включая и виды-космополиты: *Botrychium lunaria*, *Alopecurus pratensis*, *Androsace septentrionalis*, *Gentiana tenella*, *Hieracium umbellatum*, *Huperzia selago*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Moneses uniflora*, *Fragaria vesca*, *Rosa acicularis*, *Lamium album*, *Equisetum palustre*, *Caltha palustris*, *Hippuris vulgaris* и др. Всего 88 видов.

2. Циркумполярные, почти циркумполярные и евразиатские арктоальпийские виды: *Woodsia glabella*, *Saxifraga cernua*, *Hierochloë alpina*, *Poa alpina*, *Luzula confusa*, *L. parviflora*, *Cardamine bellidifolia*, *Oxyria digyna*, *Minuartia biflora*, *Thalictrum alpinum*, *Carex atrofusca*, *Potentilla nivea*, *Salix glauca*, *Cystopteris dickieana*, *Juncus triglumis* и др. Всего 80 видов.

3. Евразиатские плюризональные и евразиатские бореальные виды: *Carex globularis*, *C. laxa*, *Cypripedium guttatum*, *Populus tremula*, *Betula humilis*, *Paeonia anomala*, *Salix lapponum*, *Isoëtes echinospora*, *Trisetum sibiricum*, *Festuca valesiaca*, *Lilium martagon*, *Polygonum bistorta*, *Solidago virgaurea*, *Antennaria dioica*, *Chelidonium majus*, *Spiraea media*, *Bupleurum aureum* и др. Всего 82 вида.

4. Азиатские, преимущественно сибирские плюризональные и бореальные виды: *Rubus sachalinensis*, *Poa sibirica* ssp. *sibirica*, *P. ursulensis*, *Potentilla sericea*, *Zygadenus sibiricus*, *Stellaria bungeana*, *Cerastium pauciflorum*, *Lonicera pallasii*, *Salix divaricata*, *Ribes altissimum*, *Iris ruthenica*, *Trollius asiaticus*, *Pedicularis compacta*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, *Larix sibirica* и др. Всего 76 видов.

5. Центральноазиатские виды: *Carex orbicularis*, *Sedum ewersii*, *Dryadanthe tetrandra*, *Dracocephalum grandiflorum*, *D. imberbe*, *Galium saurense*, *Leontopodium ochroleucum* s. str., *Taraxacum brevirostre*, *Euphrasia regelii*, *Lonicera hispida*. Всего 11 видов.

6. Южносибирско-среднеазиатские виды, ареал которых включает горы Южной Сибири от Забайкалья до Средней (иногда Передней) Азии; заходят в северную часть Монголии: *Juniperus pseudosabina*, *Poa tianschanica*, *Carex melanocephala*, *C. dichroa*, *Primula pallasii*, *Calamagrostis pavlovii*, *Schulzia crinita*, *Draba oreades*, *Rhodiola algida*, *R. coccinea*, *Trollius lilacinus*, *Lagotis integrifolia*, *Doronicum altaicum*, *Corydalis pauciflora* и др. Всего 45 видов.

7. Южносибирско-северомонгольские виды. Ареалы включают горы юга Сибири и Северную Монголию, нередко простираются до Саура, Тарбагатая и Джунгарского Алатау: *Poa krylovii*, *Allium amphibolum*, *A. nutans*, *Berberis sibirica*, *Pedicularis elata*, *Festuca tristis*, *Rheum altaicum*, *Aquilegia sibirica*, *Bergenia crassifolia*, *Rosa oxyacantha*, *Scrophularia altaica*, *Libanotis monstrosa*, *Salix turczaninowii*, *Macropodium nivale*, *Saxifraga terektensis* и др. Всего 57 видов.

8. Алтайские эндемики и гемиэндемики: *Festuca tschuensis*, *Senecio vereczaginii*, *Potentilla elegans*× *P. gelida*, *Draba dasycarpa*, *Dendranthema sinuatum*, *Aconitum decipiens*, *Alchemilla altaica*, *Thymus schischkinii*, *Euphrasia krylovii*, *Cirsium komarovii*. Всего 10 видов.

Перечисленная совокупность типов географических ареалов характеризует географическую структуру локальной флоры, которая, с одной стороны, определяется особенностями генезиса растительного покрова данного ландшафтного района, т. е. флористическими связями его с соседними территориями, с другой — набором местообитаний, динамикой климата и ценотическими взаимодействиями видов. Становление и динамика флоры зависят от факторов экологических, климатических и ценотических. На первых этапах заселения освобождающейся из-под ледника территории основную роль играют факторы флористические (наличие видов в рефугиумах), экологические и климатические. На последующих по мере приближения растительности к климаксовому состоянию все большее значение приобретают факторы ценотические.

Таксономическая неоднородность растительного покрова в пределах ландшафтного района должна рассматриваться в двух аспектах — экологическом и историческом. Миграционно активными являются не все виды локальной флоры, а лишь те, для которых в районе имеются подходящие местообитания, лежащие в пределах их эколого-ценотического оптимума. В нашем случае в качестве возможных «доноров» выступали прителецкие и тувинско-монгольские рефугиумы. Различные местообитания хр. Куркуре «брали» из рефугиумов разные виды, одни — виды таежной группы, другие — лесостепной, третьи — альпийские и арктоальпийские. В субнивальном поясе сохранился состав флоры, впоследствии изменившийся за счет иммигрантов, но, видимо, незначительно.

Для того чтобы более детально проследить историю формирования растительного покрова, мы выявили экотопологическую структуру флоры хр. Куркуре (Галанин, 1979). На основе сходства распределения видов в современном растительном покрове района вся его флора разделена на несколько крупных эколого-ценотических комплексов.

1. Растения лесов. Представители этой группы встречаются в лесном поясе, но в составе редколесий могут заходить и в нижнюю часть субальпийского пояса: *Lycopodium annotinum*, *Chamerion angustifolium*, *Rubus saxatilis*, *Equisetum sylvaticum*, *Cypripedium guttatum*, *Populus tremula*, *Corydalis capnoides*, *Pulmonaria mollissima*, *Trientalis europaea*, *Rubus sachalinensis*, *Zygadenus sibiricus*, *Calamagrostis pavlovii* и др. Всего 57 видов.

2. Эвритопные виды субальпийского пояса: *Equisetum arvense*, *Carex media*, *C. ledebouriana*, *Anthoxanthum odoratum*, *Juniperus sibiricus*, *Pachypleurum alpinum*, *Silene chamaranensis*, *Luzula sibirica* и др. Всего 14 видов.

3. Виды субальпийских лугов. В эту группу включены растения, имеющие высокую активность на субальпийских лугах; с меньшим обилием и нерегулярно они встречаются и в иных группировках субальпийского и верхней части альпийского поясов: *Gentiana tenella*, *Erigeron elongatus*, *Synchaeta norvegica*, *Aconitum napellus*, *Thalictrum minus*, *Phleum alpinum*, *Helictotrichon pubescens*, *Trisetum sibiricum*, *Veratrum lobelianum*, *Allium strictum*, *Dianthus superbus*, *Geranium pseudosibiricum*, *Veronica longifolia*, *Polygonum bistorta*, *Delphinium elatum*, *Trifolium lupinaster*, *Pedicularis compacta* и др. Всего 152 вида.

4. Растения пойменных кустарников субальпийского пояса: *Pentaphylloides fruticosa*, *Chamerion latifolium*, *Astragalus frigidus*, *Equisetum hyemale*, *Carex caespitosa*, *C. eleusionoides*, *Salix lapponum*, *S. hastata*, *S. glauca*, *S. divaricata*, *S. krylovii*, *Rhodiola rosea*, *Ribes nigrum* и др. Всего 33 вида.

5. Растения заболоченных местообитаний субальпийского пояса: *Calamagrostis lapponica*, *Eriophorum polystachion*, *Baeothryon alpinum*, *B. caespitosum*, *Carex magellanica* ssp. *irrigua*, *C. rostrata*, *C. dioica*, *C. mollissima*, *Juncus*

filiformis, *Rubus chamaemorus*, *Epilobium palustre*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Galium uliginosum*, *Salix caesia* и др. Всего 39 видов.

6. Виды водных местообитаний: *Isoëtes lacustris*, *I. echinospora*, *Sparganium minimum*, *Potamogeton graminifolius*, *P. perfoliatus*, *Batrachium divaricatum*, *Callitriche palustris* ssp. *caespitosa*, *Myriophyllum spicatum*, *Hippuris vulgaris*, *Ranunculus natans* и др. Всего 13 видов.

7. Растения скал и осыпей: *Polypodium vulgare*, *Campanula rotundifolia*, *Woodsia glabella*, *W. ilvensis*, *Dryopteris fragrans*, *Cryptogramma stelleri*, *Draba fladnizensis*, *D. lanceolata*, *D. oreades*, *Saxifraga cernua*, *S. sibirica*, *Potentilla ornithopoda*, *Chelidonium majus*, *Cystopteris fragilis*, *Salix vestita*, *S. berberifolia*, *Thesium repens*, *Pseudostellaria rupestris*, *Orostachys spinosa*, *Potentilla desertorum*, *Rhodiola coccinea*, *Rheum altaicum* и др. Всего 47 видов.

8. Виды, преимущественно встречающиеся в тундроподобных группировках: *Equisetum variegatum*, *Huperzia selago*, *Coeloglossum viride*, *Pyrola rotundifolia*, *Linnaea borealis*, *Diphasium alpinum*, *Anemone narcissiflora* var. *crinita*, *Eutrema edwardsii*, *Dryas oxyodonta*, *Thermopsis alpina* и др. Всего 17 видов.

9. Растения альпийских лугов: *Oxyria digyna*, *Sibbaldia procumbens*, *Carex tripartita*, *Pedicularis amoena*, *Potentilla gelida*, *Primula nivalis*, *Ranunculus altaicus*, *Taraxacum brevirostre*, *Paracolpodium altaicum*, *Trollius lilacinus*, *Veronica densiflora*, *Lagotis integrifolia*, *Doronicum altaicum*, *Trifolium eximium* и др. Всего 59 видов.

10. Высокоальпийские виды. Встречаются преимущественно в субнивальном поясе: *Hierochloë alpina*, *Poa alpina*, *P. altaica*, *Luzula confusa*, *L. spicata*, *Lloydia serotina*, *Minuartia arctica*, *Cardamine bellidifolia*, *Carex rupestris*, *Saxifraga flagellaris* ssp. *setigera*, *S. terektensis*, *Senecio resedifolius*, *Dryadanthe tetrandra*, *Papaver canescens* и др. Всего 18 видов.

Перечисленными эколого-ценотическими комплексами в общих чертах характеризуется экотопологическая структура флоры хр. Куркуре. На корреляцию между географическим распространением видов и их распределением по местообитаниям указывает ряд авторов (Юрцев, 1968; Галанин, 1974; Красноборов, 1976). Для получения более объективной информации о скоррелированности ареалогической и эколого-ценотической структур флоры нами использован метод Пирсона. Составлена таблица соотносительного распределения видов флоры по ареалогическим и эколого-ценотическим элементам (табл. 1), а кроме того, найдены эмпирические (наблюдаемые) числа видов. Рассчитаны краевые суммы для столбцов и строк.

В дальнейшем флора рассматривается как множество, элементами которого являются виды. Пусть A_i — ареалогические элементы флоры, а B_j — эколого-ценотические комплексы видов. Каждая цифра в таблице является пересечением подмножеств — $A_i \cap B_j$. На системе пересекающихся и непересекающихся подмножеств может быть выведена вероятностная мера

$$P(A_i)=\frac{A_i}{N};\quad P(B_j)=\frac{B_j}{N};\quad P(A_i \cap B_j)=\frac{A_i \cap B_j}{N}.$$

В случае независимого распределения элементов множества по подмножествам A_i и B_j вероятность подмножества пересечения равна произведению вероятностей пересекающихся подмножеств

$$P(A_i \cap B_j)^{\text{т}}=P(A_i)\,P(B_j).$$

Это соотношение в нашем случае выражает суть нулевой гипотезы. Проверка ее осуществляется с помощью критерия Пирсона хи-квадрат (χ^2).

Введем дополнительное обозначение: $a_{ij}=A_i \cap B_j$. Это эмпирически наблюдаемое число видов в подмножестве пересечения. Теоретически ожидаемое число видов в том же подмножестве на основе теоремы произведения вероятностей можно рассчитать по формуле

$$a^{\text{т}}_{ij}=\frac{A_i B_j}{N}.$$

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов флоры хребта Куркуре по ареалогическим и эколого-ценотическим элементам

Ареалогические элементы (A_i)	Эколого-ценотические элементы (B_j)										
	лесов	субальпийские эвритопные	субальпийских лугов	пойменных субальпийских кустарников	болот субальпийского пояса	водные субальпийского пояса	скал и осыпей субальпийского и альпийского поясов	тундровоподобные группировки	альпийских лугов	субнивального пояса	сумма по строкам
Циркумполярные плюризональные и бореальные	13 (11.2)	2 (2.9)	17 (29.7)	7 (6.5)	23 (7.6)	11 (2.5)	5 (9.2)	10 (3.3)	0 (11.5)	0 (3.5)	88
Широко распространенные арктоальпийские	1 (10.3)	3 (2.7)	13 (27.4)	8 (5.9)	5 (2.3)	1 (7.0)	11 (8.5)	4 (3.1)	20 (10.7)	14 (3.2)	80
Евразиатские плюризональные и бореальные	21 (10.4)	0 (2.7)	46 (27.7)	5 (6.0)	6 (7.1)	1 (2.4)	3 (8.6)	0 (3.1)	0 (10.8)	0 (3.3)	82
Азиатские бореальные и плюризональные	13 (9.6)	4 (2.5)	34 (25.7)	7 (5.6)	3 (2.2)	0 (6.6)	11 (7.9)	0 (2.9)	4 (10.0)	0 (3.0)	76
Центральноазиатские	0 (1.4)	0 (0.4)	3 (3.7)	1 (0.8)	0 (1.0)	0 (0.3)	2 (1.2)	0 (0.4)	4 (1.4)	1 (0.4)	11
Южносибирско-среднеазиатские	2 (5.7)	2 (1.5)	17 (15.2)	2 (3.3)	2 (3.9)	0 (1.3)	3 (4.7)	3 (1.7)	14 (5.9)	0 (1.8)	45
Южносибирско-северомонгольские	6 (7.3)	3 (1.9)	18 (19.3)	3 (4.2)	0 (4.9)	0 (1.7)	10 (6.0)	0 (2.2)	14 (7.5)	3 (2.3)	57
Алтайские эндемики и гемиэндемики	1 (1.3)	0 (0.3)	4 (3.4)	0 (0.7)	0 (0.9)	0 (0.3)	2 (1.0)	0 (0.4)	3 (1.3)	0 (0.4)	10
Сумма по столбцам	57	14	152	33	39	13	47	17	59	18	450

Теоретически ожидаемые числа видов (табл. 1) записываются в скобках под эмпирически наблюдаемыми числами. Сравнение эмпирического распределения с теоретическим можно осуществить с помощью критерия χ^2 (Василевич, 1969)

$$\chi^2 = \sum^{i} \sum^{j} \frac{(a_{ij} - a^{\text{т}}_{ij})^2}{a^{\text{т}}_{ij}}.$$

В табл. 2 приведены отклонения, оцененные с помощью критерия Пирсона для всех строк, столбцов, и суммарное отклонение для всей таблицы в целом. Пороговые значения хи-квадрат (Урбах, 1964) при 95% уровне значимости составляют: при одной степени свободы (для отдельной клетки) $\chi^2=3.84$, при 9 степенях свободы (для строк) $\chi^2=16.9$, при 7 степенях свободы (для столбцов) $\chi^2=14.1$; для таблицы в целом $\chi^2=113.145$. Наряду с величинами отклонений для каждой величины приводится знак отклонения, показывающий, что теоретически ожидается видов больше, чем наблюдается (—), или, что наблюдается видов больше, чем ожидается (+).

Полученные результаты показали, что между эколого-ценотической и ареалогической структурами флоры хр. Куркуре имеет место достоверная сопряженность. Так, виды с циркумполярным плюризональным и бореальным ареалами положительно сопряжены с заболоченными, водными и тундровыми местообитаниями, отрицательно — с субальпийскими и альпийскими лугами. Широко распространенные арктоальпийские виды положительно сопряжены с местообитаниями субнивального пояса и альпийскими лугами, отрицательно — с лесами и субальпийскими лугами. Евразиатские плюризональные и бореаль-

ТАБЛИЦА 2

Нормированные отклонения наблюдаемых и ожидаемых чисел видов в ареалогических и эколого-ценотических группах флоры хребта Куркуре

Ареалогический элемент (A_i)	Эколого-ценотический элемент (B_j)										
	лесов	субальпийские эвритопные	субальпийских лугов	пойменных субальпийских кустарников	болот субальпийского пояса	водные субальпийского пояса	скал и осыпей субальпийского и альпийского поясов	тундроподобные группировки	альпийских лугов	субнивального пояса	сумма по строкам
Циркумполярные плюризональные и бореальные	0.29	—0.28	—5.43	0.04	31.2	28.9	—1.92	13.6	—11.5	—3.50	96.66
Широко распространенные арктоальпийские	—8.40	0.00	—7.57	0.75	3.17	—5.14	0.74	0.26	8.08	43.5	77.61
Евразиатские плюризональные и бореальные	10.8	—2.70	12.1	—0.17	—0.17	—0.82	—3.66	—3.10	—10.8	—3.30	47.61
Азиатские бореальные и плюризональные	1.20	0.90	2.68	0.35	1.47	—6.60	1.22	—2.90	—3.60	—3.00	23.92
Центральноазиатские	—1.40	—0.40	—0.78	0.05	—1.00	—0.30	0.53	—0.40	4.83	0.90	10.59
Южносибирско-среднеазиатские	—2.40	0.17	0.21	—0.51	—0.93	—1.30	—0.62	0.99	11.1	—1.80	20.05
Южносибирско-североМонгольские	—0.20	0.64	—0.09	—0.34	—4.90	—1.70	—4.17	—2.20	5.63	0.21	20.08
Алтайские эндемики и гемиэндемики	—0.38	—0.30	0.11	—0.70	—0.90	—0.30	1.00	—0.40	2.22	—0.40	6.71
Сумма по столбцам	25.07	5.39	28.97	2.91	43.74	45.06	13.86	23.85	57.76	56.61	302.3

Примечание. Суммируются абсолютные величины отклонений без учета знака.

ные положительно сопряжены с лесами и субальпийскими лугами, отрицательно — с альпийскими лугами, скалами и осыпями. Азиатские (сибирские) плюризональные и бореальные виды отрицательно сопряжены с водными местообитаниями. Южносибирско-среднеазиатские положительно сопряжены с альпийскими лугами, отрицательной же достоверной связи не обнаруживают. Южносибирско-североМонгольские положительно также сопряжены с альпийскими лугами, они имеют отрицательную сопряженность со скалами и осыпями и заболоченными местообитаниями. Центральноазиатские не имеют достоверного отрицательного сопряжения, но положительно сопряжены с альпийскими лугами. Алтайские эндемики и гемиэндемики недостоверно положительно сопряжены с альпийскими лугами.

Рассмотрим характер сопряжения эколого-ценотических элементов. Комплекс видов лесного пояса положительно сопряжен с евразиатскими плюризональными и бореальными видами и отрицательно — с арктоальпийскими. Несколько неожиданно отрицательное сопряжение комплекса видов эвритопных субальпийского пояса с арктоальпийской группой. Комплекс видов субальпийских лугов положительно сопряжен с евразиатской плюризональной и бореальной группой, но отрицательно с циркумполярной плюризональной и арктоальпийской. По всей вероятности, флора субальпийских лугов хр. Куркуре начала формироваться еще в ледниковую эпоху ниже ледника за счет видов лесного пояса. Во всяком случае приток альпийских и арктоальпийских видов на субальпийские луга был затруднен.

Комплекс видов пойменных кустарников субальпийского пояса не имеет достоверного сопряжения ни с одной из ареалогических групп видов. На заболоченных и водных местообитаниях наборы видов формировались за счет циркумполярных плюризональных и бореальных видов, вероятно, из прителецкого рефугиума. Комплекс растений скал и осыпей отрицательно сопряжен с южносибирско-северомонгольским ареалогическим элементом. Тундры хр. Куркуре формировались за счет циркумполярных плюризональных и бореальных видов, флористически они очень слабо обособлены от других местообитаний. Можно предположить отсутствие свободного флористического обмена между тундрами Восточного Алтая и Арктики. Ерниковые сообщества в ледниковую эпоху на Восточном Алтае были распространены незначительно, и по краю ледника, видимо, росли темнохвойные и светлохвойные леса, перемежавшиеся с лесными лугами. Становление ерникового пояса происходило по мере отступания ледника. Затем в связи с некоторой гумидизацией климата моховолишайниковые ерники стали замещаться луговой растительностью. Так, А. В. Куминова считает, что изменение растительного покрова Алтая в современную эпоху связано с гумидизацией климата. Субальпийские луга и высокогорные тундры — явления более молодые, чем альпийские луга (Куминова, 1963).

Для альпийских лугов и местообитаний субнивального пояса характерно положительное сопряжение с арктоальпийским, южносибирско-среднеазиатским, южносибирско-северомонгольским и центральноазиатским ареалогическими элементами при отрицательном сопряжении с циркумполярными, евразийскими и азиатскими (сибирскими) плюризональными и бореальными элементами.

Сопряженный анализ флоры хр. Куркуре оставляет впечатление как бы двойственности ее видового состава. Экологические условия альпийского и субнивального поясов в горах таковы, что приспособление к ним выходцев из нижних поясов затруднено. Нельзя не согласиться с мнением А. И.Толмачева (1958) о том, что приспособление растений к определенным термическим условиям, отличным от тех, в которых складывались приспособительные черты строения их предков, совершается в естественных условиях лишь с большим трудом и весьма медленно. Таксономический вакуум при формировании растительности высокогорий заполняется не за счет автохтонного видообразования, а за счет иммигрантов с соседних гор. Таким образом, флора альпийского и субнивального поясов весьма консервативна.

Уже в конце третичного периода на Алтае в горах в виде самостоятельного пояса была представлена темнохвойная тайга (Куминова, 1963) и альпийский пояс был отделен ею от «весенней флоры» эфемеров широколиственных лесов и черневой тайги, а именно некоторые представители весенней флоры листопадных широколиственных лесов, по всей вероятности, были предшественниками флоры альпийского пояса (Толмачев, 1958). Таким образом, формирование высокоальпийской флоры на Алтае шло преимущественно миграционным путем. Темнохвойная тайга ничего не могла «предложить» альпийскому поясу, а черневая, богатая весенними эфемерами, оставалась в предгорьях.

В связи с общим похолоданием климата и усилением континентальности в середине плейстоцена темнохвойная тайга стала сменяться светлохвойной лиственничной, формация же лиственничных лесов оказалась более преемственной по отношению к представителям неморальной весенней флоры, чем формация темнохвойной тайги (Толмачев, 1958). Лиственничная тайга и высокогорные степи смогли «питать» процессы альпийского видообразования, и эти процессы во второй половине плейстоцена оживились, особенно на Юго-Восточном Алтае.

По всей вероятности, плейстоценовое оледенение Восточного Алтая не было покровным. Выше ледника не только сохранялись растительные группировки, но могли осуществляться миграции видов на большие расстояния путем обмена видами между отдельными вершинами и горными цепями, возвышавшимися над ледником. Вообще следует признать, что широтные миграции в истории развития высокогорных флор Голарктики имели большое значение во все геологические эпохи, а не только в ледниковую (Толмачев, 1958). Каналом для миграции при этом служили горные цепи Евразии и Америки.

Таким образом, флора хр. Куркуре в плане генезиса может быть разделена на две части. Флора субнивального и альпийского поясов является весьма устойчивым и древним образованием. Она не уничтожалась в эпохи плейстоценовых оледенений и развивалась непрерывно по крайней мере на протяжении плейстоцена. Напротив, флора субальпийского пояса возникла на базе флоры лесного пояса после отступания ледника. Сразу вслед за таявшим ледником освободившиеся экотопы оказались занятыми ерниковыми мохово-лишайниковыми сообществами. По мере формирования почвенного покрова и в связи с гумидизацией климата ерники стали замещаться субальпийскими лугами. Одной из стадий этой смены в настоящее время являются разнотравные ерники, особенно часто встречающиеся в депрессиях склонов южной экспозиции.

Решающую роль в становлении флоры хр. Куркуре несомненно играл прителецкий рефугиум. В эпоху оледенения, одним из центров которого был хр. Куркуре, долина р. Чулышман (во всяком случае ниже устья р. Шавлы) и Телецкого озера была свободна ото льда. Лишь отдельные ледниковые языки «выдавливались» и свисали в Чулышманское ущелье. В устьях рек Шавлы, Чульчи и особенно Кыги в эпоху оледенения сохранялись участки черневой тайги с комплексом третичных реликтов. Основу флоры рефугиумов составляли виды таежной генетической группы (Куминова, 1963): *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, *Picea obovata*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, *Paris quadrifolia*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Lycopodium annotinum*, *Carex globularis* и др. Однако наряду с ними встречались и представители неморальной группы. Так в нижней части лесного пояса в районе р. Кыги обнаружены *Galium krylovii*, *G. paradoxum*, *Brunnera sibirica*, *Dryopteris filix-mas*, *Festuca gigantea*, *F. altissima*, *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Poa remota*, *Daphne mezereum*, *Milium effusum*, *Carpesium triste*, *Polystichum braunii*, *Epilobium montanum*, *Cardamine impatiens*, *Actaea erytrocarpa*, *A. spicata*, *Carex sylvatica* (Галанин и др., 1977; Блузманас и др., 1979).

Тувинско-монгольский рефугиум в становлении растительного покрова исследуемого района в конце плейстоцена—начале голоцена заметной роли не играл. Однако многие виды горной лесостепной формации, проникшие сюда в ксеротермическую эпоху межледниковья, ледниковый период могли пережить в долине р. Чулышман.

ЛИТЕРАТУРА

Альбицкая М. А. (1946). Проект классификации географических элементов флоры степей юго-восточного Алтая. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1, 1. — Ареалы деревьев и кустарников СССР. (1977). 1. Л., Наука. — Арктическая флора СССР. (1960—1975). 1—7. М.; Л., Изд. АН СССР; Л., Наука. — Блузманас И. Э., Золотухин Н. И., Кузнецова Н. П. (1979). О двух реликтовых растениях — *Galium paradoxum* Maxim. (*Rubiaceae*), *Carpesium triste* Maxim. (*Asteraceae*) на Алтае. Бот. ж., 64, 5. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л., Наука. — Галанин А. В. (1974). Эколого-ценотические элементы флоры (эколого-ценотический анализ двух конкретных флор Чукотской тундры). Автореф. канд. дис. Л. — Галанин А. В. (1979). Экотопологическая структура флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай). Бот. ж., 64, 10. — Галанин А. В., Золотухин Н. И., Марина Л. В. (1977). Гербарий и перспективы флористических исследований в Алтайском заповеднике. Бот. ж., 62, 4. — Галанин А. В., Золотухин Н. И., Марина Л. В. (1979а). Конспект флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай). Бот. ж., 64, 5. — Галанин А. В., Золотухин Н. И., Марина Л. В. (1979б). Флористические находки на Восточном Алтае. Нов. сист. высш. раст., 16. — Егорова Т. В. (1968). Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*. М.; Л., Наука. — Еленевский А. Г. (1978). Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран. М., Наука. — Ефимцев Н. А. (1961). Четвертичное оледенение Западной Тувы и Восточной части Горного Алтая. М., Изд. АН СССР. — Ильин М. М. (1941). Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение. В кн.: Материалы по истории флоры и растит. СССР, 1. М., Изд. АН СССР. — Ильин М. М. (1958). Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития. М., Изд. АН СССР. — Калинина А. В. (1948). Растительность Чуйской степи на Алтае. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 5. — Коропачинский И. Ю. (1975). Дендрофлора Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск, Наука. — Красноборов И. М. (1976). Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, Наука. — Красноборов И. М. (1977). Третичные реликты во флоре Тувинской АССР. В кн.: Растит. покров басс. верхн. Енисея. Новосибирск, Наука. — Крылов П. Н. (1891).

Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. Томск, Изд. Томск. гос. унив. — Крылов П. Н. (1905). Эндемизм алтайской флоры. Изв. Русск. геогр. общ., 29. — Крылов П. Н. (1927—1964). Флора Западной Сибири, 1—12. Томск, Изд. Томск. гос. унив. — Крылов П. Н. (1931). Фито-статистический очерк альпийской области Алтая. Изв. Томск. отд. Русск. бот. общ., 3, 1—2. — Куминова А. В. (1946). Альпийская область Центрального Саяна. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., 2. — Куминова А. В. (1957). Телецкий рефугиум третичной растительности. Изв. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, 2. — Куминова А. В. (1960). Растительный покров Алтая. Новосибирск, Наука. — Куминова А. В. (1963). Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая. В кн.: Материалы по истории флоры и растит. СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Липшиц С. Ю. (1979). Род *Saussurea* DC. Л., Наука. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л., Наука. — Малышев Л. И. (1968а). Генетические связи высокогорных флор Южной Сибири и Монголии. Изв. СО АН СССР, сер. биол., 3, 15. — Малышев Л. И. (1968б). Определитель высокогорных растений Южной Сибири. Л., Наука. — Никитин П. А. (1938). Четвертичные семенные флоры у низовьев р. Иртыша. Изв. Томск. гос. унив., 1. — Оразова А. О. (1975). Одуванчики Казахстана и Средней Азии. М., Наука. — Пленник Р. Я. (1976). Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая (на примере родовых комплексов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC.). Новосибирск, Наука. — Положий А. В. (1964а). Флорогенетический анализ среднесибирских астрагалов. Изв. Томск. отд. ВБО, 5. — Положий А. В. (1964б). Реликтовые и эндемичные виды бобовых во флоре Средней Сибири в аспекте ее послетретичной истории. Изв. СО АН СССР, 2. — Положий А. В. (1972). К познанию истории развития современных флор в Приенисейской Сибири. В кн.: История флоры и растит. Евразии. Л., Изд. АН СССР. — Положий А. В., Крапивкина Э. Д. (1971). Географический анализ флоры черневой тайги Кузнецкого Алатау. Изв. СО АН СССР, сер. биол., 5, 1. — Положий А. В., Крапивкина Э. Д. (1978). Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Тез. докл. 6 Делегат. съезда ВБО. — Растения Центральной Азии. (1963—1977). 1—7, М.; Л., Изд. АН СССР; Л., Наука. — Ревердатто В. В. (1921). Основные формации высокогорной тундровой зоны Северо-Восточного Алтая. Изв. Томск. отд. Русск. геогр. общ., 1—2. — Ревердатто В. В. (1934). Ледниковые реликты во флоре Хакасских степей. Тр. Томск. гос. унив., 86. — Ревердатто В. В. (1940). Основные моменты развития послетретичной флоры средней Сибири. Сов. бот., 2. — Ревердатто В. В. (1947). Флорогенетические этюды о сибирских злаках. Бот. ж., 32, 6. — Ревердатто В. В. (1960). Ледниковые и степные реликты во флоре Средней Сибири в связи с историей флоры. Научн. чтения памяти М. Г. Попова. — Ревердатто В. В. (1965). Плейстоценовые и степные реликты во флоре Средней Сибири. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 1, 4. — Седельников В. П. (1979). Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск, Наука. — Скворцов А. К. (1968). Ивы СССР. М., Наука. — Соболевская К. А. (1946). К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и Хакасских степей. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., 1, 2. — Соболевская К. А. (1947). О флористическом соотношении степей Тувинской области. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., 2, 1. — Соболевская К. А. (1948). Основные черты растительности Юго-Восточной Тувы. Изв. ВГО, 5. — Соболевская К. А. (1949). О некоторых флористических отношениях осок Средней Азии. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 3, 1. — Соболевская К. А. (1950). Растительность Тувы. Новосибирск, Изд. АН СССР. — Соболевская К. А. (1958). Основные моменты истории формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени. В кн.: Материалы по истории флоры и растит. СССР, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Толмачев А. И. (1958). О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария. В кн.: Материалы по истории флоры и растит. СССР, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. М., Наука. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Черепнин Л. М. (1957—1967). Флора южной части Красноярского края, 1—6, Красноярск. — Шретер А. И. (1953). Состав и анализ флоры Центральной Тувы. М., Изд. АН СССР. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., Наука.

Сыктывкарский государственный университет,
Алтайский государственный заповедник.

Получено 31 III 1980.

SUMMARY

The distribution of the species of the local flora according to the arealogical and ecologo-coenotical elements is treated as two variants of the floral structure of the Kurkure Mountain Range. The correlative analysis of these structures was carried out with the aid of the Pirson's Hi-square method. The problems in the genesis of the flora and vegetation of this region are discussed.

УДК 581.132 : 631.542 (21)

А. К. Фролов, Т. К. Горышина

ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В ГОРОДСКИХ УСЛОВИЯХ

A. K. FROLOV, T. K. GORYSHINA. THE PARTICULARITIES OF THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF TREES IN THE URBAN ENVIRONMENT

У *Quercus robur*, *Tilia cordata* и *Ulmus laevis* по экологическому профилю в Ленинграде (лес вдали от города — загородный парк — парк жилого района — парк промышленного района — уличные посадки — территория промышленного предприятия) исследованы морфолого-анатомические особенности листа, пластидный аппарат, содержание пигментов в листе и хлоропласте. По мере нарастания степени урбанизации среды отмечены изменения в анатомии листа, напоминающие ксероморфоз, а также уменьшения размеров хлоропластов, их числа, количества хлорофилла в листе и др. (еще до появления признаков видимых повреждений листа). Из-за снижения оснащенности основными ассимилирующими структурами можно предположить у городского дерева меньшую способность к фотосинтезу, чем у одновозрастного лесного.

Современные темпы урбанизации дают основание предполагать, что в будущем значительную долю растительного покрова Земли составят городские растения. Для успешного выращивания растений в городе и использования их как элемента мониторинга городской среды необходимо хорошо представлять себе особенности жизни растений в условиях города.

Среда крупного современного города отличается своеобразием основных экологических факторов (ослабление и изменение солнечной радиации, изменения теплового режима, почвенных факторов и т. п.), а также специфическим действием техногенных факторов (химическое загрязнение воздушной и почвенной среды, запыленность и др.). Своеобразие комплекса городских условий дает основание экологам рассматривать город как особый тип экосистем. P. Duvigneaud (1974) называет ее «экосистемой Urbs».

Влияние городской среды сказывается на самых разных сторонах жизнедеятельности растений. Фотосинтетический аппарат, имеющий огромную поверхность контакта со средой, в первую очередь и в наибольшей степени подвергается неблагоприятным воздействиям городских условий. От его состояния в большой степени зависят возможность выживания растений в городе, их продуктивность, гигиенический и декоративный эффекты, поэтому понятны интерес и важность исследований изменений фотосинтетического аппарата растений в городской среде. Исследований в этом направлении еще очень мало. В большом потоке современных работ по индустриальной экологии интерес физиологов и анатомов сосредоточен на влиянии на растения отдельных загрязняющих агентов; что касается изучения действия собственно городской среды как единого комплекса, то такие работы единичны. В качестве примеров можно назвать исследования анатомического строения листвы и хвои (Николаевский, 1966, 1979; Лайранд, 1974; Лайранд, Савенкова, 1974) и содержания пигментов у некоторых древесных пород (Кочановский, 1964).

В настоящей работе продолжена комплексная оценка состояния фотосинтетического аппарата некоторых городских древесных растений по ряду показателей, определяющих фотосинтетическую деятельность (Фролов, 1979, 1980, 1981).

Функциональное состояние фотосинтетического аппарата во многом обусловлено его структурной организацией. Количественные параметры пластидного аппарата листа и всей его «мезоструктуры» (Мокроносов, 1978) имеют большое значение для фотосинтетической деятельности растений как элементы структурной регуляции фотосинтеза в различных условиях среды. В ряде работ было установлено, что основные показатели пластидного аппарата листьев — размеры хлоропластов, их число на единицу площади листа, суммарная поверхность и др. — весьма различны у разных видов и экологических групп растений, а также у одного вида на разных этапах вегетационного сезона (Горышина и др., 1975; Горышина, 1978, 1979; Мокроносов, 1978; Дьяченко, 1978; Цельникер, 1978). В некоторых работах прослеживается связь между пластидным наполнением листа и его фотосинтетической активностью (Kariya, Tsunoda, 1972; Prioul et al., 1975, Горышина, 1978; Цельникер, 1978). Исследовать изменения показателей пластидного аппарата древесных растений в условиях своеобразной среды города тем более важно, что таких данных в литературе нет.

Для характеристики влияния городской среды на состояние ассимиляционного аппарата растений необходимо знать и обеспеченность листьев хлорофиллом, как показывают немногие выполненные в этом плане работы (Кочановский, 1964; Негруцька, Приседський, 1973; Македонска, 1976).

Задача настоящей работы заключалась в выявлении изменений фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации и их количественном определении в зависимости от степени нарастания урбанизации среды.

Материал и методика

Исследования выполнялись в 1976—1979 гг. в Ленинграде — городе с многомиллионным населением, с высокоразвитой промышленностью и интенсивным движением автотранспорта. Изучались морфологические особенности кроны, анатомическое строение листа, особенности устьичного аппарата, пластидной системы клетки и листа, содержание пигментов в листе и хлоропласте у трех древесных пород: дуба черешчатого *Quercus robur* L., липы мелколистной *Tilia cordata* Mill., вяза гладкого *Ulmus laevis* Pall., по экологическому профилю города, отражающему нарастание комплекса городских влияний. Такой профиль отличается от традиционных монофакториальных рядов (Шенников, 1964). Аналогами городского профиля могут служить высотный и географический ряды, также состоящие из местообитаний, различающихся по целому комплексу показателей. Такие ряды следовало бы называть не экологическими, а экосистемными.

Материал собирался в конце июня—июля в следующих местах, составляющих экологический ряд: в лесу (Л) в 80—100 км от города, в загородном парке (ЗП) — в 35—40 км от города, в парке жилого района (ПЖР), в парке промышленного района (ППР), в посадках на улицах (УП), в насаждениях близ крупного промышленного предприятия (ПП).

Объектами работы были модельные деревья 100—120-летнего возраста с нормальными цветением и плодоношением, растущие в относительно выравненных условиях освещения. Чтобы свести к минимуму фитоценотические влияния, выбирали деревья, отдельно растущие (в лесу — на опушках, в парках — в солитерных посадках на центральных участках, на улицах — в ленточных посадках). Закончившие рост листья без видимых признаков повреждения собирали с нижней трети крон, со средней части годичного побега. Учитывая неоднородность листьев в кроне, собирали листья световые (с южной стороны кроны) и теневые (внутри кроны).

Анатомические исследования проводили по общепринятым методикам на срезах свежих и фиксированных листьев. Площадь листьев и характеристики жилкования измеряли на телевизионном анализаторе структуры изображения (Исаков, Фролов, 1980).

По методикам, заимствованным из работ Т. Н. Годнева, С. В. Калишевича (1938), Т. Н. Годнева, Н. С. Судника (1956), J. Possingham, V. Saurer (1969), А. Т. Мокроносова, Р. А. Борзенковой (1978), на срезах свежих и фиксированных листьев и микрофотографиях проводили измерение клеток мезофилла и хлоропластов, подсчет числа хлоропластов в клетке. На основании этих величин был получен ряд расчетных характеристик (поверхность и объем хлоропласта, относительный объем хлоропластов в клетке, их число и суммарная поверхность в 1 см² листа и др.). Содержание хлорофилла определяли в вытяжках листьев спектрофотометрическим методом и рассчитывали на один хлоропласт (массу и объемную концентрацию), на единицу веса и площади листа и на целый лист.

Результаты исследования и обсуждение

По мере возрастания напряженности влияний городской среды состояние фотосинтетического аппарата древесных пород меняется. По визуальным оценкам, облиственность крон деревьев в городе составляет 60—80% от облиственности в лесу. О густоте крон косвенно можно судить по степени ослабления света внутри кроны (табл. 1). В пригородном парке крона дуба ослабляет свет в 45 раз, в уличных посадках — лишь в 7 раз.

ТАБЛИЦА 1

Относительная освещенность внутри кроны деревьев (в процентах к освещенности на открытых местах) в загородном парке (ЗП) и в уличных посадках (УП)

Вид	ЗП	УП
Дуб черешчатый	2.2	14.1
Липа мелколистная	3.8	8.9
Вяз гладкий	9.1	5.7

Изменяются размеры листовых пластинок. В среднем у всех пород в городских условиях площадь листьев в 1.5—2 раза меньше, чем в лесу (табл. 2).

Соответственно показатель дисперсности листовой поверхности (число листьев в 1 м²) значительно больше у растений в городских парках. Так, если число световых листьев в 1 м² у липы в лесу 417, то близ промышленного предприятия — 909. Известно, что в кроне дерева теневые листья крупнее, чем световые, но в насаждениях города, как показывает табл. 2, теневые листья всех пород зачастую мельче, чем световые в лесу.

Одной из вариабельных морфологических характеристик листа является масса 1 см² листовой поверхности, или удельная плотность листа (Каллис и др., 1974). Изменения этого показателя по профилю города незакономерны (табл. 3). В данном случае приведен вес единицы площади листьев, включающий и пылевидные загрязнения. О количестве последних свидетельствуют результаты опыта

ТАБЛИЦА 2

Средняя площадь листа, см²

Вид	Листья	Л	ЗП	ПЖР	ППР	УП	ПП
Дуб черешчатый	Световые	41	32	28	28	19	22
	Теневые	44	40	33	29	28	24
Липа мелколистная	Световые	24	23	23	14	18	11
	Теневые	33	28	29	20	22	—*
Вяз гладкий	Световые	26	23	19	18	23	23
	Теневые	33	31	33	26	28	—*

* Теневые листья в кроне практически отсутствуют.

ТАБЛИЦА 3

Удельная плотность листьев (мг·см$^{-2}$)

Вид	Листья	Л	ЗП	ПЖР	ППР	УП	ПП
Дуб черешчатый	Световые	6.5	8.9	6.1	7.1	8.3	6.2
	Теневые	6.8	6.2	4.7	6.6	6.5	5.2
Липа мелколистная	Световые	6.0	5.5	5.8	6.3	5.3	6.0
	Теневые	4.4	3.2	3.6	4.1	3.5	—
Вяз гладкий	Световые	5.1	7.7	6.0	8.6	5.6	7.2
	Теневые	5.1	5.9	5.8	5.8	5.7	—

с очисткой листьев дуба черешчатого. Так, если у дуба в лесу в 1 см^2 световых листьев содержится 0.074 мг пыли, теневых — 0.090 мг, то в ППР — соответственно 0.316 и 0.342 мг.

Число устьиц в единице площади листа у всех видов тем больше (табл. 4), а размеры их тем меньше, чем сильнее влияние городской среды. Возрастает процент пораженных устьиц. У липы в парке промышленного района свыше 30% устьиц повреждены атмосферными загрязнителями.

ТАБЛИЦА 4

Число устьиц в 1 мм^2 листа

Вид	Листья	Л	ЗП	ПЖР	ППР	УП	ПП
Дуб черешчатый	Световые	326	394	468	521	679	700
	Теневые	335	335	397	459	700	660
Липа мелколистная	Световые	168	203	212	223	297	323
	Теневые	126	164	171	171	270	—
Вяз гладкий	Световые	379	523	569	753	700	780
	Теневые	309	397	500	583	629	—

Больше страдают устьица световых листьев. У пораженных устьиц меняются очертания, стенки замыкающих клеток разрушаются, хлоропласты их слипаются в общую бесформенную массу. Входы устьиц закупорены пылью. Разрушение хлоропластов в замыкающих клетках устьиц наблюдается уже в парке промышленного района и является одним из первых симптомов повреждения листьев, выявляемых с помощью микроскопа. Это дает основания предполагать нарушения в механизме устьичных движений, что в свою очередь приводит к еще большей интоксикации мезофилла.

Изменения в плотности жилкования у растений по профилю города происходят только у световых и теневых листьев дуба и липы (табл. 5). Плотность жилкования у этих пород в посадках на улицах и близ предприятия в 1.5 раза выше, чем в лесу.

ТАБЛИЦА 5

Характеристика жилкования листьев (1 — длина жилок, см·см$^{-2}$; 2 — площадь жилок, мм^2·см$^{-2}$)

Вид	Листья	Л		ЗП		ПЖР		ППР		УП		ПП	
		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Дуб черешчатый	Световые	62	38	74	43	58	28	65	35	94	54	94	62
	Теневые	67	37	60	28	46	20	49	22	87	59	95	53
Липа мелколистная	Световые	53	44	56	37	55	43	56	47	87	52	80	38
	Теневые	50	35	—	—	50	33	43	35	85	35	—	—
Вяз гладкий	Световые	106	54	69	36	76	35	67	40	100	64	76	46
	Теневые	102	54	36	32	65	34	66	35	97	54	—	—

Ассимиляционная паренхима у дуба и липы образована четырьмя рядами клеток: один слой палисадных клеток и три слоя губчатых; у вяза — два ряда палисадных и три губчатых. С усилением влияния городской среды у всех древесных пород происходит утолщение листа за счет как палисадной, так и губчатой тканей (рис. 1). В связи с этим коэффициент палисадности во всех условиях остается постоянным: у липы и дуба — 0.6—0.8, у вяза — 0.8—1.0 (у теневых листьев) и 1.2—1.4 (у световых). У всех видов теневые листья утолщаются в большей степени, чем световые, и приобретают хорошо выраженную световую структуру. Ухудшение среды не сказывается на толщине эпидермы, но в городских условиях появляется более мощная кутикула на верхней эпидерме, а также утолщаются стенки ее клеток.

Палисадные клетки в городских условиях удлиняются, губчатые клетки становятся более округлыми, уменьшаются межклетники. В результате возрастает

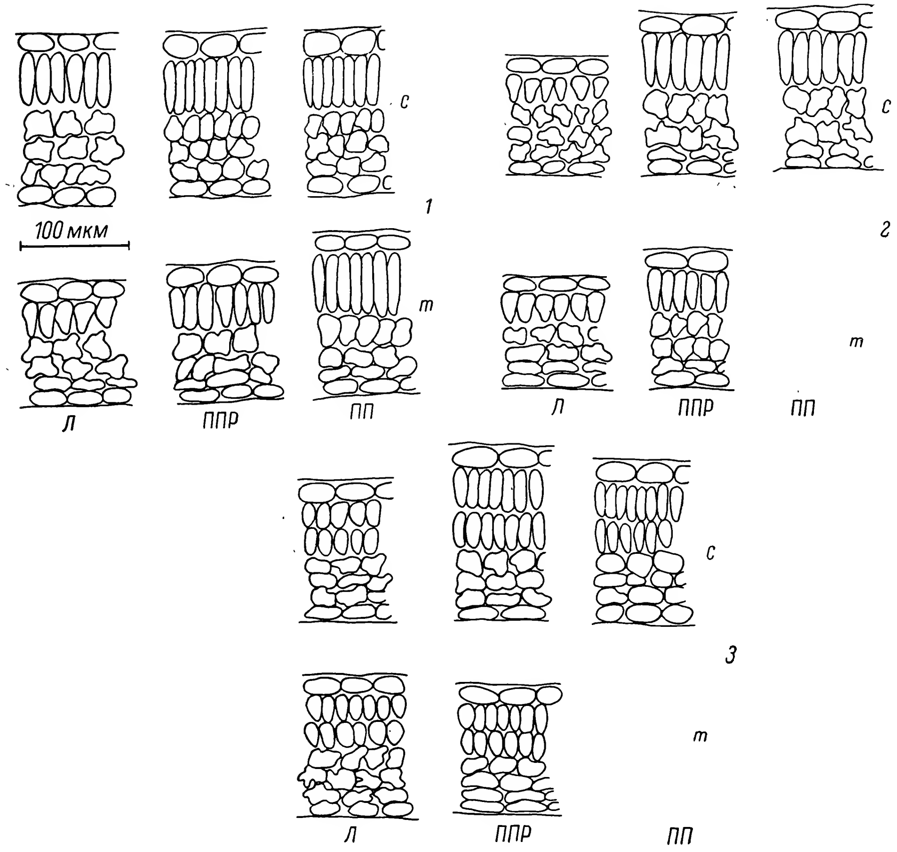


Рис. 1. Поперечные срезы листьев древесных пород. Схема с соблюдением масштаба.

1 — дуб черешчатый, *2* — липа мелколистная, *3* — вяз гладкий. *с* — световые листья, *т* — теневые; *Л* — лес вдали от города, *ППР* — парк в промышленном районе, *ПП* — территория промышленного предприятия.

плотность упаковки клеток (например, у теневых листьев дуба число губчатых клеток увеличивается с $0.7 \cdot 10^6$ до $1.7 \cdot 10^6/\text{см}^2$).

Остановимся на количественных характеристиках отдельных хлоропластов (табл. 6). Данные свидетельствуют о тенденции к уменьшению размеров хлоропластов световых и теневых листьев исследованных древесных пород с нарастанием влияния городских условий. Размеры хлоропластов теневых листьев в парке промышленного района даже меньше, чем световых в лесу. В целом поверхность отдельного хлоропласта в листьях городских деревьев в 1.5—2.5 раза меньше, чем у деревьев в лесу.

По числу хлоропластов в клетке мезофилла древесные породы неодинаково реагируют на ухудшение среды (табл. 6). У дуба это число снижается, у липы во всех условиях остается примерно одинаковым, у вяза — несколько возрастает. Однако следует иметь в виду, что изменяются и размеры клеток мезофилла, поэтому сравнительную оценку пластидного аппарата клетки лучше проводить по показателю концентрации хлоропластов в клетке — по их числу в единице ее объема. Этот показатель резко снижен у дуба в условиях насаждений близ промышленного предприятия (в 2—2.5 раза), а также у теневых листьев липы. В световых листьях липы густота хлоропластов в клетке примерно одинакова во всех условиях произрастания. У вяза в городских парках она несколько больше за счет увеличения числа пластид в клетке. Однако в связи с уменьшением размеров пластид относительный объем хлоропластов в клетке в городских условиях снижен у всех древесных пород в 1.5—3 раза. Так, если у дуба в лесу относительный объем хлоропластов у световых листьев равен 14, у теневых — 16%, то в уличных посадках города 5 и 8% соответственно. Следовательно,

ТАБЛИЦА 6

Число хлоропластов и содержание хлорофилла

Вид	Местообитание	Тип листа	Число хлоропластов			Размеры хлоропластов, мкм	Содержание хлорофилла				
			в палисадной клетке	в губчатой клетке	в 10^4 мкм^3 палисадной клетки		мг/лист	10^{-7} мг/см^2 листа	мг/г сыр. веса листа	10^{-9} мг/хлоропласт	10^{-11} мг/1 мкм^3 хлоропласта
Дуб черешчатый	Л	Световые	28	19	85	4.6—3.6	1.1	2.7	2.1	0.47	2.8
		Теневые	22	18	79	5.2—3.6	1.2	2.7	2.3	0.77	3.8
	ЗП	Световые	27	17	84	3.6—2.9	0.8	2.6	1.7	0.46	4.2
		Теневые	17	14	70	4.4—3.4	1.1	2.8	2.3	0.77	4.8
	ПЖР	Световые	27	20	88	4.2—3.1	0.8	2.9	2.0	0.47	3.4
		Теневые	16	13	70	5.5—3.9	0.9	2.5	2.2	0.73	3.3
	ППР	Световые	22	15	86	3.4—2.6	0.8	2.7	1.8	0.45	5.0
		Теневые	15	13	73	3.9—2.9	0.8	2.9	2.3	0.74	4.9
	УП	Световые	18	15	61	3.3—2.3	0.5	2.9	2.1	0.69	8.0
		Теневые	15	12	73	3.7—2.7	0.8	2.8	2.8	0.80	7.6
	ПП	Световые	16	15	37	2.7—2.0	0.4	2.0	1.8	0.61	10.9
		Теневые	12	11	36	3.3—2.3	0.5	2.2	2.5	0.81	9.9
Липа мелколистная	Л	Световые	16	14	81	4.6—3.9	0.7	2.9	2.3	0.78	4.3
		Теневые	12	11	67	5.5—4.2	1.0	2.9	2.9	1.21	5.0
	ЗП	Световые	17	16	74	3.9—3.1	0.7	2.1	2.3	0.62	4.8
		Теневые	13	12	64	4.6—3.9	0.8	2.0	2.5	0.95	5.0
	ПЖР	Световые	19	14	56	4.2—3.1	0.8	3.0	2.4	1.11	5.5
		Теневые	15	13	56	5.2—3.6	0.9	3.8	3.2	1.03	10.3
	ППР	Световые	17	13	66	3.6—2.6	0.5	3.8	2.2	1.03	10.3
		Теневые	15	13	68	3.9—3.1	0.8	2.6	2.4	0.90	7.5
	УП	Световые	19	14	77	2.9—2.1	0.4	2.2	1.7	0.50	8.3
		Теневые	13	12	60	3.4—2.9	0.5	2.1	2.0	0.75	7.5
	ПП	Световые	14	12	79	2.9—2.3	0.2	2.4	1.5	0.60	5.4
		Теневые	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Вяз гладкий	Л	Световые	13	11	38	4.4—3.1	0.4	2.0	2.2	0.51	3.9
		Теневые	11	10	28	4.7—3.1	0.6	2.1	2.5	0.78	5.2
	ЗП	Световые	15	13	38	4.4—3.4	0.5	2.6	2.2	0.43	2.7
		Теневые	11	9	35	5.2—3.9	1.0	3.0	3.2	1.10	5.5
	ПЖР	Световые	17	13	48	4.2—3.4	0.8	3.2	4.0	0.59	3.9
		Теневые	10	8	38	5.2—3.9	1.1	4.2	3.9	0.97	4.6
	ППР	Световые	19	14	50	3.1—2.3	0.7	2.7	4.0	0.54	7.7
		Теневые	7	13	79	3.6—2.6	1.0	3.2	4.0	0.59	5.9
	УП	Световые	16	14	50	3.1—2.2	0.8	2.5	4.2	0.66	9.3
		Теневые	14	11	43	4.0—2.7	1.0	3.0	4.4	0.78	7.1
	ПП	Световые	13	11	34	3.4—2.5	0.8	2.6	3.7	0.68	8.5
		Теневые	—	—	—	—	—	—	—	—	—

в городских условиях один хлоропласт должен обеспечивать метаболитами больший объем клетки, чем в лесу.

Содержание пластид в клетке вместе с особенностями анатомического строения листа определяет насыщенность листовой пластинки хлоропластами. Оно характеризуется поверхностной плотностью — числом хлоропластов в 1 см^2 листа. Этот показатель у разных древесных пород в городских условиях меняется неодинаково (рис. 2, *а*). Четкое снижение его наблюдается у дуба черешчатого, в основном за счет снижения числа хлоропластов в клетке. Следовательно, у этого растения единица листовой поверхности в условиях города меньше обеспечена фотосинтетическими структурами. У липы мелколистной достоверные изменения этого показателя не отмечены. В листьях вяза гладкого в городских парках по сравнению с лесом насыщенность мезофилла пластидами увеличена, поскольку здесь увеличиваются и толщина листа, и число хлоропластов в клетке. В посадках на улицах и близ промышленного предприятия последняя величина снижена, что отражается на общем числе пластид в 1 см^2 листа.

Представляет интерес анализ изменения в городских условиях внутренней поверхности листа, воспринимающей свет, — общей поверхности наружных мембран хлоропластов в единице площади листа. На рис. 2, *б* видно, что у дуба черешчатого и у липы мелколистной она в 1.5—3 раза меньше в условиях города, чем в лесу, в связи с отмеченным выше сокращением поверхности каж-

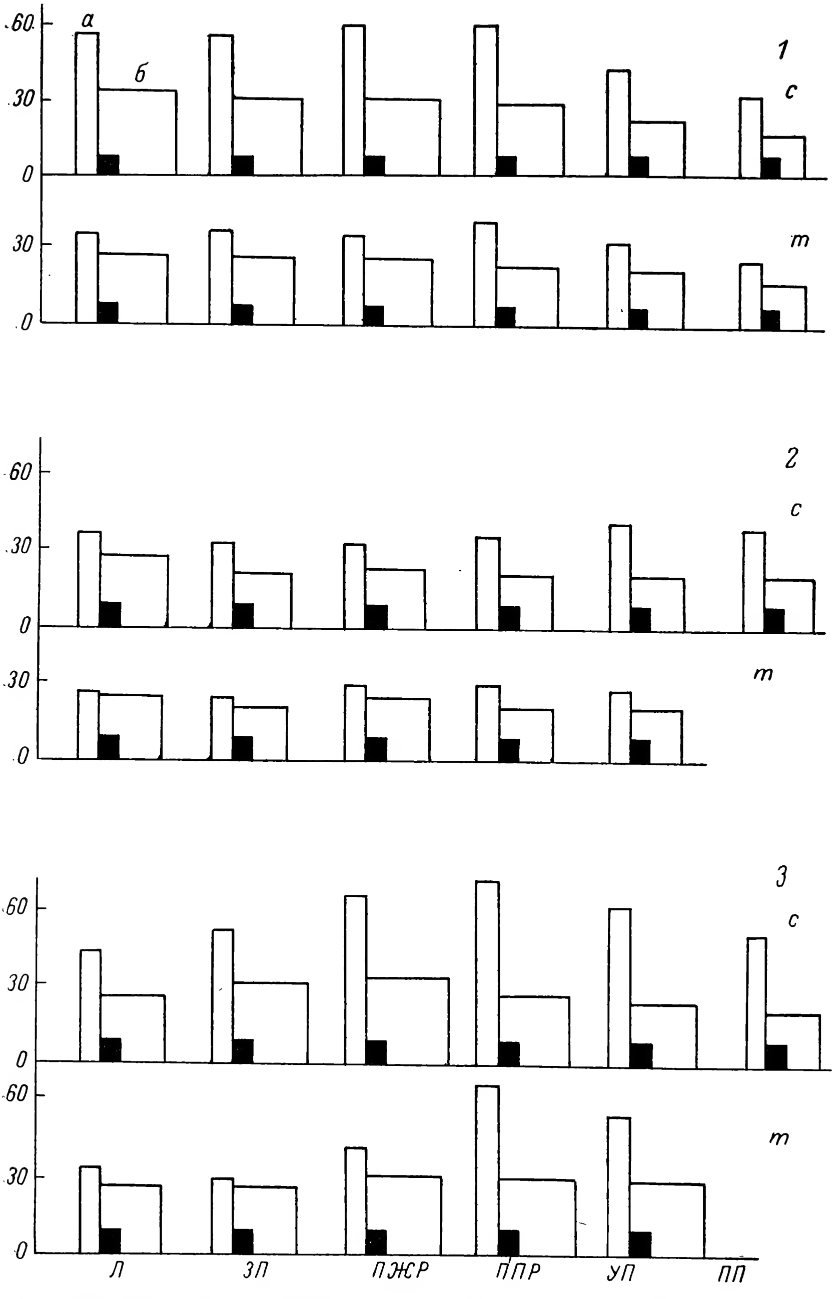


Рис. 2. Некоторые количественные характеристики пластидного аппарата листа.

а — число хлоропластов в единице площади листовой пластинки (млн/см²), *б* — общая поверхность хлоропластов (*большой белый квадрат*), содержащихся в единице площади листа (*маленький черный квадрат*) (см²/см²). *ЗП* — загородный парк, *ПЖР* — парк в жилом районе, *УП* — уличные посадки; остальные обозначения те же, что на рис. 1.

дого хлоропласта. У вяза гладкого поверхность хлоропласта также сокращается, но за счет большей концентрации хлоропластов в листе суммарная поверхность пластид листа в городских условиях возрастает, за исключением крайних точек городского профиля.

Для древесных растений города можно отметить две основные тенденции в изменениях пластидного аппарата. Одна из них — уменьшение размеров хлоропластов и связанных с ними показателей (суммарная поверхность и суммарный объем хлоропластов в листе) с сохранением и даже увеличением плотности хлоропластов в листе. Таким образом, пластидный аппарат становится более компактным. Эта тенденция четко проявляется у липы и вяза. Такие изменения пластидного аппарата обычно описываются как признаки ксероморфизма листьев (Цельникер, 1978; Дьяченко, 1978; Горышина, 1979). У дуба черешчатого четко выражена другая тенденция — уменьшение количества хлоропластов в клетке и в единице площади листа, что вместе с уменьшением размеров пластид приводит к значительной редукции пластидного аппарата листа. У теневых листьев изменения пластидного аппарата выражены сильнее, чем у световых. Теневые листья по внутренней структуре в крайних точках городского профиля приобретают световой характер; в результате различия в пластидном аппарате световых и теневых листьев практически исчезают.

Для оценки функциональных возможностей пластидного аппарата листа весьма существенной характеристикой является содержание хлорофилла в каждом хлоропласте. Эта величина по профилю города у дуба практически не изменяется, а у других древесных пород заметно снижается лишь в теневых листьях. Отметим, что в целом масса хлорофилла в хлоропласте теневых листьев больше, чем световых. Однако, как уже указывалось, размеры хлоропластов уменьшаются с нарастанием городских влияний, поэтому объемная концентрация хлорофилла в хлоропласте (величина условная, предполагающая равномерное распределение пигмента) у всех видов в городских условиях возрастает в 1.5—3 раза. Это позволяет предположить более плотную упаковку тилакоидов в хлоропласте. Возможно, неблагоприятные факторы городской среды (главным образом токсические вещества воздуха и почвы) тормозят рост хлоропластов, но не затрагивают механизмы биосинтеза хлорофилла.

Масса хлорофилла в хлоропласте и количество хлоропластов в единице площади (или массы) листа определяют содержание хлорофилла в листе (показатель, весьма употребительный в эколого-физиологических исследованиях). Мезофилл листьев дуба черешчатого и липы мелколистной в городских условиях беднее хлорофиллом, чем в лесу или в парках. Это хорошо видно по концентрации пигмента в мезофилле (в мг/г листа). У вяза гладкого пигментов в листе больше в городе, чем в лесу, что было описано ранее (Ситникова, 1964; Томчук, Спахова, 1974).

Отметим, что по городскому профилю в основном изменяется содержание хлорофилла а; хлорофилл б довольно стабилен.

Содержание каротиноидов у всех видов в парке промышленного района и в уличных посадках выше в 1.5—2 раза, чем в лесу. Если у дуба черешчатого и липы мелколистной листья в лесу содержат 0.4—0.5 мг/дм^2 каротиноидов, то в уличных посадках — 0.8—0.9.

Для характеристики обеспеченности кроны хлорофиллом представляет интерес не только содержание пигмента в единице площади листа, но и запас хлорофилла в целом листе. У дуба черешчатого и липы мелколистной в городских насаждениях он значительно ниже, чем в лесу. Теневой лист липы в уличных посадках содержит хлорофилла меньше, чем световой лист этой породы в лесу. Из ориентировочных расчетов следует, что крона городского дерева в целом обеспечена хлорофиллом в 1.5—2 раза меньше, чем крона лесного дерева того же возраста.

На основании изложенных материалов можно проследить основные пути изменения ассимиляционного аппарата древесных растений в городских условиях по сравнению с естественной средой. На схеме (рис. 3) видно, что по мере усиления урбанизации среды изменения строения ассимиляционного аппарата происходят на всех уровнях его организации (кроны, листа, тканей, клеток и хлоропластов). Изменяются структура, форма и размеры кроны, увеличивается ее прозрачность. Возрастают степень измельченности листовой поверхности и доля световых листьев в кроне. Значительно снижается общая ассимиляционная поверхность дерева. Листовая пластинка утолщается (за счет увеличения толщины мезофилла с сохранением в нем числа слоев клеток). Во всех тканях наблюдается более плотная упаковка клеток. Возрастает число устьиц и увеличивается площадь жилок в единице площади листа. Теневые листья в городе по строению и количественным параметрам сходны со световыми листьями лесных деревьев. Снижается число хлоропластов и суммарная поверхность их наружных мембран в единице площади листа, сами хлоропласты становятся мельче. Увеличивается концентрация хлорофилла в хлоропласте.

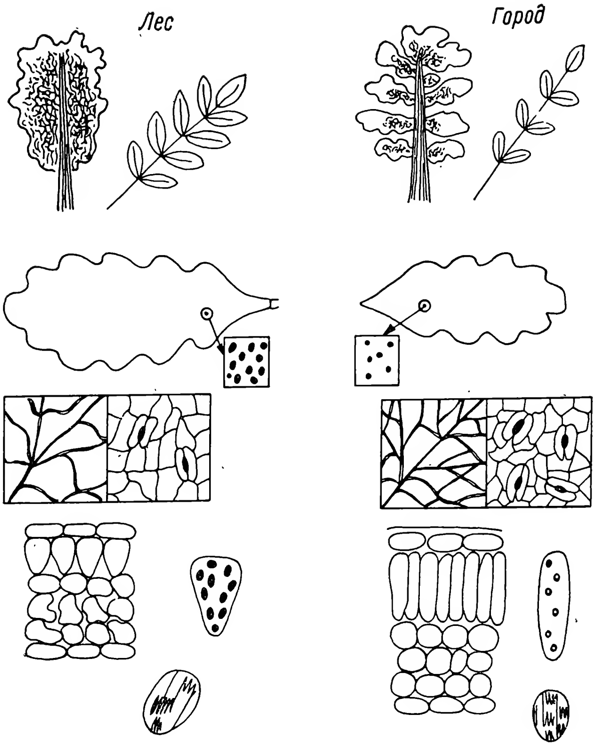


Рис. 3. Схема изменений основных показателей фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации у дерева в городских условиях по сравнению с лесным деревом.

Все описанные изменения ассимиляционного аппарата наблюдаются еще до появления видимых признаков повреждения листа. Эти изменения постепенно усиливаются по экологическому профилю города.

С переходом на более тонкие уровни структуры ассимиляционного аппарата амплитуда варьирования признаков снижается.

Расчет основных показателей строения ассимиляционного аппарата (число хлоропластов, их суммарная поверхность и содержание хлорофилла) на целый лист показывает, что с нарастанием городских влияний отмечается общая для всех видов тенденция к редукции ассимилирующих структур и, следовательно, к снижению фотосинтетической мощности отдельного листа.

Оценка обнаруженных структурных изменений ассимиляционного аппарата у древесных пород в городских условиях не дает основания рассматривать их как адаптивные. Основной критерий адаптации (на любом уровне организации) — сохранение гомеостаза в критических условиях. На уровне ассимиляционного аппарата это означало бы сохранение материальной основы фотосинтеза. В данном случае это не наблюдается; не реализуется и второй путь поддержания гомеостаза, а именно — повышение интенсивности физиологических реакций, компенсирующее частичную редукцию ассимиляционного аппарата на уровне листа и целого растения (Фролов, 1981).

Изменения ассимиляционного аппарата древесных растений при нарастании городских влияний весьма сходны с изменениями структуры листа, наблюдаемыми при действии токсических веществ в экспериментах и вблизи крупных промышленных комплексов, а также при недостатке влаги, избытке освещенности, недостатке минеральных веществ, «физиологической сухости» во влажных и холодных местообитаниях и т. п. Сходство в структурных изменениях при действии разных агентов свидетельствует об их неспецифической природе, и общем механизме возникновения. Эти изменения, часто интерпретируемые как проявление ксероморфизма, отражают общую реакцию растений на любые стрессовые воздействия (Фролов, 1981). В городских условиях мы, очевидно, имеем частный случай общей ответной реакции ассимиляционного аппарата на неблагоприятные воздействия. Есть основания предполагать, что формирование данной структуры ассимиляционного аппарата, внешне сходное с явлением ксероморфизма, связано с нарушением ростовых процессов, а именно с торможением растяжения клеток и роста хлоропластов.

Приведенные материалы позволяют характеризовать видовые различия в строении листа и пластидного аппарата разных древесных пород в городских условиях. По степени устойчивости ассимиляционного аппарата хорошо прослеживается ряд: вяз гладкий—липа мелколистная—дуб черешчатый.

Существующие нормы озеленения городов составлены исходя из предположения, что городское дерево как фотосинтезирующая система равно дереву в лесу (по продукции органического вещества, кислорода и т. п.). Результаты исследования ассимиляционного аппарата показывают, что это далеко не так. Данное обстоятельство следует иметь в виду при расчетах способности городских растений к производству кислорода и улучшению воздушной среды.

ЛИТЕРАТУРА

Годнев Т. Н., Калишевич С. В. (1938). Наблюдения над увеличением числа и размеров хлоропластов. В кн.: Сборник работ памяти В. Н. Любименко. Киев, Изд. АН УССР. — Годнев Т. Н., Судник Н. С. (1956). О концентрации хлорофилла в хлоропластах листа черешни в зависимости от светового режима. Физиол. раст., 3, 4. — Горышина Т. К. (1978). Сезонные изменения фотосинтеза у травянистых растений лесостепной дубравы в связи с динамикой пластидного аппарата. Экология, 6. — Горышина Т. К. (1979). О некоторых структурно-функциональных характеристиках ассимиляционного аппарата листа у растений лесостепной дубравы. I. Особенности пластидного аппарата у растений разных ярусов. Бот. ж., 63, 3. — Горышина Т. К., Заботина Л. Н., Пружина Е. Г. (1975). Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности. Экология, 5. — Дьяченко А. П. (1978). Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений. В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата, Свердловск, Изд. Уральск. гос. унив. — Исаков В. Н., Фролов А. К. (1980). Опыт применения телевизионного анализатора для количественной характеристики жилкования листьев. Бот. ж., 64, 4. — Каллис А., Сыбер А., Тооминг Х. (1974). Связь фотосинтеза и проводимости CO_2 с удельной плотностью листьев и селекция сортов с максимальной продуктивностью. Экология, 2. — Кочановский С. Б. (1964). Влияние водно-воздушного режима почв на состояние древесных декоративных растений в условиях городского озеленения. Автореф. канд. дис. Минск. — Лайранд Н. И. (1974). Лесоводственно-физиологическая характеристика состояния сосновых древостоев в условиях загрязненного воздуха современного города. В кн.: Лесоводство, лесные культуры и почвоведение, 3. Л. — Лайранд Н. И., Савенкова В. И. (1974). Некоторые физиолого-анатомические показатели состояния сосны обыкновенной в условиях загрязненного воздуха города Ленинграда. В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесных растений, 4. Красноярск. — Македонска Ц. (1976). Замъреяването на въздуха от транспорти средства ифотосинтезата исодержанието на пигменти в листата на *Platanus orientalis* L., *Betula alba* L., *Acer negundo* L. Физиол. раст. (НБР), 2, 4. — Мокроносов А. Т. (1978). Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, Изд. Уральск. гос. унив. — Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. (1978). Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов. Тр. по прикл. бот., ген., сел. 61, 3. — Мокроносов А. Т., Шмакова Т. В. (1978). Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата у мезофитных и ксерофитных растений. В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, Изд. Уральск. гос. унив. — Негруцька Г. М., Приседський Ю. Г. (1973). Провміст хлорофілу в листках дерев в умовах Донецька. В кн.: Интродукціа та эксперим. екол. рослин. Київ, Наукова думка. — Николаевский В. С. (1966). Анатомо-морфологическое строение листьев древесных растений в связи с их газоустойчивостью. В кн.: Вопросы физиологии и геоботаники, 4. — Николаевский В. С. (1979). Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск, Наука. — Ситникова А. С. (1964). Особенности процесса фотосинтеза и некоторых других процессов в связи с газо- и дымоустойчивостью древесных и кустарниковых пород. В кн.: Охрана природы на Урале, 4. — Томчук Р. И., Спахова А. С. (1974). Некоторые физиолого-биохимические показатели древесных растений в условиях загазованного воздуха. В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесных растений, 4. Красноярск. — Фролов А. К. (1979). Ассимиляционный аппарат некоторых древесных растений в условиях городской среды. Автореф. канд. дис. Л. — Фролов А. К. (1980). Особенности фотосинтетического аппарата некоторых древесных пород в условиях городской среды. В кн.: Газоустойчивость растений. Новосибирск, Наука. — Фролов А. К. (1981). Особенности фотосинтетического аппарата липы мелколистной в уличных посадках города. Тез. докл. Всес. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Карельск. фил. АН СССР, Петрозаводск. — Цельникер Ю. Л. (1978). Физиологические основы теневыносливости растений. М., Наука. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. Л., Изд. ЛГУ. — Duvigneaud P. (1974). La synthèse écologique. Populations, communautés, écosystèmes, biosphère, noosphère. Paris, Doin. — Kariya K., Tsunoda S. (1972). Relationship of chlorophyll content, chloroplast area index and leaf photosynthesis rate in *Brassica*. Tohoku J. Agric. Res., 23, 1. — Prioul J. L., Reuss A., Chartier P. (1975). Relationship between carbon dioxide transfer resistances and some physiological and anatomical features. In: Environment. and biol. control of photosynthesis. — Possingham J. V., Saurer V. (1969). Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. Planta, 86, 2.

Ленинградский государственный университет

Получено 18 IV 1980.

SUMMARY

Morphological and anatomical features of leaf, plastid apparatus and pigments were studied in *Quercus robur*, *Tilia cordata* and *Ulmus laevis* in Leningrad according to the ecological profile «forest — suburban park — park of rezidential section — park of industrial section — street — industrial territory». As urbanization of environment grows, changes in leaf structure reminding xeromorphosis are observed, as well as decrease in size and number of chloroplasts, chlorophyll content in leaf, etc. (before the signs of leaf damage are clearly seen). The decrease in the content of the main assimilatory structural units allows to suppose that urban tree has less photosynthetic capacity than forest tree of the same age.

ТОМ 67 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1982, № 5

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.876 : 71

Г. М. Левин

МАТЕРИАЛЫ К ПОЗНАНИЮ ЭВОЛЮЦИИ СЕМЕЙСТВА *PUNICACEAE*

G. M. LEVIN. CONTRIBUTIONS TO THE STUDY OF EVOLUTION OF THE FAMILY *PUNICACEAE*

Приведены материалы, характеризующие эволюционные преобразования в семействе *Punicaceae*, являющемся примером тупиковой эволюции.

Сем. *Punicaceae* Horan. относится к порядку *Myrtales* и включает два монотипных рода *Punica* L. и *Socotria* G. Levin (Левин, 1978в, 1980; Левин, Соколова, 1979). Среди покрытосемянных такие олиготипные семейства с двумя видами не единичны, они составляют 5.5% от общего числа семейств (Тахтаджян, 1966). Анализ хода эволюционного развития представителей *Punicaceae* может быть в какой-то мере полезным при изучении других аналогичных родов.

По нашему мнению, эволюционная судьба *Punicaceae* достаточно любопытна, ибо семейство включает представителей в известной мере с противоположными тенденциями. Реконструкция эволюции сем. *Punicaceae* — трудная задача, так как число морфологических моделей равно всего двум.

Резкая дизъюнкция ареалов подчеркивает глубокую древность обоих родов сем. *Punicaceae*. По-видимому, представление о том, что непосредственный предковый тип этого первично-тропического специализированного семейства, близкий к *Lythraceae* и *Sonneratiaceae*, мог быть распространен по южным островам и архипелагам Тетиса в палеогене (Камелин, 1973), требует уточнения, ибо он не мог иметь возраста, меньшего времени окончательного расхождения гондванских островов, что датируется концом мела. В какой-то мере это подтверждается и мнением об одновозрастности большинства семейств покрытосемянных (Попов, 1963).

Говорить о роде *Punica* как африканском элементе (Christ, 1897, цит. по: Попов, 1958) нет оснований. Персистентный реликт, обитающий в южной Евразии, этот род экологически процветает благодаря наличию ряда ароморфных черт, приобретенных в ходе начальной эволюции, по-видимому, осуществившейся в короткое время.

Быстрому эволюционному становлению рода *Punica* могли способствовать островная и экотопическая изоляция на относительно более высоких пределах распространения популяций по вертикальному профилю, сочетание возможностей закрепления макромутаций с генетическим дрейфом и колебаниями численности популяций, приобретение спектра способов размножения и возможностей закрепления гомозиготности при вегетативном размножении как предпосылки для стабилизирующего отбора. Очень быстрые темпы начальной эволюции обычно ведут ко все более высокой специализации, следствием которой является снижение темпов дальнейшей эволюции, а затем и почти полное ее прекращение (Цвелев, 1970).

В эволюции *Punica* явственно прослеживаются следы морфологической и биологической конвергенции с рядом элементов восточносредиземноморской ксерофилизованной дендрофлоры — жизненная форма, листопадность, наличие ксилоподия, колючек, феноритмика и т. д.

Крошечный ареал рода *Socotria* — свидетельство его угасания и высокой специализации. Значительный, нереликтовый, расширяющийся ареал *Punica* указывает на его меньшую специализацию как ароморфного рода, способного существовать в более разнообразных условиях среды. Завоевание ареала родом *Punica* происходило уже после его становления в новых физико-географических условиях, что, возможно, и способствовало в какой-то мере возникновению его персистентности. Завоеванию обширного ареала способствовали эволюция биоморфы сем. *Punicaceae* от деревца к геоксильному кустарнику и возникновение у последнего ксилоподия. Продолжительность формирования ксилоподия наряду с частотой экстремально холодных зим предопределили, возможно, крайние пределы распространения *Punica*. Растения в новых биотопах погибали, если ксилоподий не успевал сформироваться в промежутке между двумя морозными зимами. При сформированном ксилоподии растения рода *Punica* могут существовать и при частой гибели надземной части от морозов и засух и даже увеличивать освоенную территорию, формируя парциальные кусты. Немаловажное значение для увеличения ареала *Punica* имело многообразие способов и времени распространения диаспор, играющее важную роль в его инвазии (Левин, 1978б). Представители рода *Punica* способны размножаться одновременно ксеногамно, аутогамно и вегетативно. Эти способности считаются свойственными арогенным видам (Завадский, 1971).

Как уже отмечалось, у сем. *Punicaceae* мы наблюдаем эволюцию биоморф от деревца у *Socotria* к геоксильному кустарнику у *Punica*. И. Г. Серебряков (1962) предполагает, что жизненная форма геоксильного кустарника с развитым ксилоподием сформировалась в результате приспособления к неблагоприятным условиям увлажнения. Район возникновения *Punica*, по-видимому, был приурочен к аридной зоне.

В жестких экологических условиях *Punica* образует новые биоморфы — кустарничек и даже стелющийся кустарничек (Левин, 1976а). Возможности трансформации биоморфы *Punica* ограничивают его продвижение в районы с экстремальными для него температурами. В условиях культуры выделена генотипически карликовая *P. granatum* L. var. *nana* Pers., которую вполне можно считать неотенической формой, способной плодоносить в первый год жизни (Martin, 1968) и более того в суровых условиях способной существовать в качестве факультативного полукустарника (Лопотт, 1940; Русанов, 1949). Ее возникновение явилось следствием сокращения длительности жизни осей при сохранении неспециализированных генеративных побегов. Таким образом, в эволюции биоморф сем. *Punicaceae* прослеживаются две линии: генотипически обусловленный ряд деревцо—кустарник и фенотипически обусловленный кустарник—кустарничек—стелющийся кустарничек.

Если семенное размножение способствует быстрому расселению вида, то вегетативное размножение ведет к закреплению вновь занятой территории, максимальному насыщению ее зачатками и воспроизведению потомства даже при снижении семенной продуктивности (Юсуфов, 1972). В этом плане род *Punica* является более подвинутым по сравнению с родом *Socotria*. Способность к вегетативному размножению особенно важна в неблагоприятной экологической обстановке, например на северной границе ареала, в условиях отсутствия или гибели большинства диаспор и невозможности семенного возобновления. Парциальные кусты быстрее, чем семенные, развивают необходимый для вступления в период плодоношения объем кроны (Гедых, 1979). Наличие ксилоподия и способность к дефолиации позволяют *P. granatum* выживать в критические периоды, способность к образованию прикорневой поросли и корнеотпрысков обеспечивает восстановление кустов при гибели ксилоподия.

В начальный период после возникновения рода *Punica* немаловажное значение имела такая связанная с вегетативным размножением возможность, как быстрое увеличение численности особей, прошедших через действие естественного отбора (Юсуфов, 1972).

Консортивные связи *P. granatum* в биогеоценозах не изучены. Насчитывается около 100 видов членистоногих, моллюсков, птиц и млекопитающих, облигатно или чаще факультативно использующих в питании его вегетативные или генеративные органы, и около 50 видов бактерий и грибов, входящих в состав его вредной микрофлоры (Левин, 1976б, 1977б). Для рода *Punica* характерно наличие веществ специфического синтеза — алкалоидов группы пеллетьерина, пуниковой кислоты и других, не исключена их активная роль в консортивных связях. Выявлены антифаговое, протистоцидное и антибактериальное действия различных органов граната (Гаммерман и др., 1957; Зелепуха, 1973; Лысогор, 1973). На гранате не встречаются листоблошки, клопы, галлообразователи. По данным К. И. Еропкина (Пермский педагогический институт), род *Punica* отличается способностью к симбиотрофному (миксотрофному) питанию; степень микотрофности, по-видимому, связана с условиями увлажнения. *P. granatum*, по всей вероятности, относится к числу ценофобных видов (Разумовский, 1969), не входящих в состав сукцессионной системы и поселяющихся лишь на местах, лишенных растительности, еще до того, как там появятся пионерные виды соответствующего сукцессионного ряда.

В ксерических местообитаниях, особенно на северной границе ареала, род *Punica* принадлежит к летнезеленым растениям с зимним периодом покоя — самому распространенному в этих условиях типу ритмики развития растений, для которых характерно относительно полное совпадение ритма развития с климаторитмикой. Вследствие ритмологической пластичности в других регионах, особенно в условиях культуры в тропических районах, гранату свойственна другая ритмика развития — почти непрерывные рост и цветение (Rivals, 1960) при наличии трех главных периодов цветения (Singh et al., 1963). При движении от тропических к умеренным широтам происходит обычный для древесных поликарпиков процесс уменьшения числа циклов морфогенетической периодичности (Левин, 1966а, б). При оптимизации условий и вне тропической зоны у граната наблюдается увеличение циклов морфогенетической периодичности.

Конкуренция плодов, по-видимому, является одной из причин относительно редкого проявления ремонтантности у рода *Punica* в теплоумеренных широтах, в которых наблюдаются более высокие степени синхронизации развития побегов и интеграции организма. В годы отсутствия плодоношения ингибирующая роль этих факторов не сказывается и наблюдается увеличение числа циклов морфогенетической периодичности.

Сокращение периода вегетации в северных районах ареала может предположительно привести к появлению форм со все увеличивающимся числом зимующих цветковых почек и созданию в ходе естественного отбора форм с осенней закладкой и дифференциацией цветковых почек (Кульков, 1964).

Уже в палеогене флора восточной части Области Древнего Средиземья включала наряду с вечнозелеными и листопадные формы (Вульф, 1944). А. Л. Тахтаджян (1966) полагает даже, что листопадность проявилась еще на прародине *Magnoliophyta*. Листопадность в аридной зоне побеждает, по-видимому, к концу неогена, с окончанием резкой экологической дифференциации растительного мира, вызванной дифференциацией условий среды. Выработка листопадности у рода *Punica* шла в ходе ксерофильной и криофильной линий эволюции в пределах вертикального профиля. Род *Socotria* в своем рефугиуме сохранил вечнозеленость.

Возникновение у граната листопадности, по-видимому, явилось преадаптацией, позволившей ему при последующей аридизации климата включиться в фитоценозы типа прашибляка (Камелин, 1973) и не только сохраниться до наших дней, но и завоевать обширный ареал Области Древнего Средиземья. «Пусковым механизмом» для выработки листопадности в сезонном климате мог стать факультативно или облигатно повторяющийся засушливый период в течение теплого сезона, приводивший к дефолиации, продолжавшейся вплоть до окончания холодного периода и начала новой вегетации. Подобные ситуации иногда наблюдаются и в настоящее время (Акунья и др., 1973). Ныне существующие в культуре или одичавшие в тропиках вечнозеленые формы граната возникли, вероятно, вследствие обратной мутации или дерепрессии соответствующей части генома (Левин, 1978в).

Г. Эрдтман (1956) указывает, что пыльцевые зерна рода *Punica* принадлежат к довольно распространенному типу и не очень похожи на зерна *Lythraceae*, *Melastomataceae*, *Myrtaceae*, *Sonneratiaceae*.

У рода *Punica* имеются признаки, характерные как для перекрестноопыляемых растений (протерогиния, крупный окрашенный цветок), так и для самоопылителей (сосредоточение пыльников над зрелым рыльцем в период выделения пыльцы) (Кульков, 1964). Практически в популяциях граната наряду с перекрестным опылением постоянно наблюдается самоопыление, особенно у поздно и спорадически появляющихся цветков (вследствие ремонтантного цветения). Переменный пыльцевой режим, когда вследствие сокращения числа циклов морфогенетической периодичности в течение периода вегетации происходит смена ксеногамии аутогамией, является полезной для рода *Punica* идиоадаптацией. Мелкие позднoсозревающие плоды, большей частью образующиеся из поздно появляющихся цветков, скорее всего в результате самоопыления, создают резерв поздно рассеиваемых диаспор, частично «уходящих» от истребления грызунами и птицами. Таким образом, реальный семенной резерв образуется, вероятно, частично или полностью в результате самоопыления, что может привести к выщеплению рецессивов и повышению уровня гомозиготизации, т. е. к изменению характера материала для отбора.

Сем. *Punicaceae* особенно сходно с семействами *Sonneratiaceae* и *Rhizophoraceae* по строению гинецея, сросшегося из нескольких плодолистиков, многокамерного, с многочисленными семяпочками, почти всегда переходного по положению завязи от верхнего к нижнему, по положению тычинок, по листьям. Группа эта, вероятно, имела тропических предков, более близких к древесным *Lythraceae* (Камелин, 1973).

Б. С. Розанов (1979) приобретение гранатом листопадности при сохранении ремонтантности относит к состоянию неполной биологической приспособленности к изменившимся условиям среды. Здесь мы сталкиваемся с гетеробатмией. Розанов полагает также, что у рода *Punica* активно идет процесс дивергенции половых форм, ведущий от обоеполости к раздельнополости и, возможно, двудомности. Действительно, в экстремальных условиях у *P. granatum* возникают соматические мутации, образующие морфологически обоеполые, но стерильные цветки при обычном для вида преобладании физиологически мужских цветков. Соотношение обоеполых и физиологически мужских цветков в норме варьирует в онтогенезе, в течение периода вегетации, у разных циклов морфогенетической периодичности, у листопадных и вечнозеленых форм рода *Punica* (Левин, 1978а). Таким образом, проявляется свойственная сем. *Punicaceae* андромоноэция. Этот весьма распространенный в различных систематических группах древний признак отмечен у *Magnoliophyta* уже в меле, в том числе и у сем. *Myrtaceae* (Кордюм, Глущенко, 1976). Розанов (1961, 1977) полагает, что андромоноэция у рода *Punica* связана с нарушениями питания в связи с переходом от вечнозелености к листопадности. Вероятнее, что андромоноэция у рода *Punica* обусловлена различиями в росте и развитии ветвей, на которых появляются неспециализированные генеративные побеги (Кульков, 1964), т. е. с наличием или отсутствием запасных питательных веществ (Левин, 1978а). Таким образом, андромоноэция, вызываемая эндогенными факторами и конкурентными взаимоотношениями частей внутри организма, опосредованно связана у рода *Punica* с действием экологических факторов. Эволюционные процессы, связанные с дивергенцией половых форм у рода *Punica*, по-видимому, не имеют места. Обилие цветков, свойственное роду *Punica*, можно рассматривать как вариант дублирования или в понятиях теории информации как средство для перекрытия «шума» — «ошибок считывания» в виде физиологически мужских цветков (дефектов морфологических и эмбриологических). Это довольно распространенный в природе способ, так как избыточность образования спор, цветков, пыльцы и семян гарантирует репродукцию при любом уровне помех. Имеющиеся исключения на поверку оказываются таковыми лишь вначале — у растений, образующих ограниченное число цветков, резко снижен уровень «шума» — наблюдается меньше аномалий в развитии цветков, пестиков, семяпочек и т. д. (Левин, 1978а, б).

Переход от одноярусного строения завязи у рода *Socotria* к двухъярусному у рода *Punica* вполне можно считать эволюционным новообразованием, уникальным среди покрытосеменных. Но эволюционная значимость этого признака неясна.

Сочный покров семян, характерный для сем. *Punicaceae*, образовался из метаморфизированного наружного интегумента и является типичной саркотестой. Подобные образования представляют собой видоизменения экологического характера, связанные с зоохорным распространением семян в жаркий и безводный период, подобно соковым мешочкам у цитрусовых.

P. granatum — термофильный вид, по теплолюбию он наряду с апельсином уступает среди субтропических растений только финиковой пальме (Гутиев, 1958). Особенно высокие температуры требуются для прохождения процессов его генеративного развития (Nath, Randhawa, 1959; Ядров, 1964; Смирнов, 1968). Имеются данные о различиях по степени теплолюбия разных форм *P. granatum*, выражающихся в неодинаковой реакции на сумму активных температур (Середкин, Питайкина, 1976). По-видимому, медленная дифференциация по этому эволюционно значимому признаку происходит и в настоящее время.

Род *Punica* не ушел особенно далеко по криофильной линии эволюции. Основой для выработки его холодостойкости послужили относительно короткий цикл роста побегов и развития почек, наблюдающийся в ксерических условиях, где число циклов морфогенетической периодичности уменьшается до одного. Растения, рано заканчивающие цикл годичного развития, относительно легко переходят после сухого периода к периоду зимнего покоя, чему способствовало возникновение листопадности.

В настоящее время различия по степени морозостойкости разных форм граната достигают 10—12°. Полагая, что эти различия возникли в процессе естественного отбора при движении к северной границе ареала, мы допускаем, что на каждый градус повышения устойчивости к морозам потребовалось около 5 млн. лет.

Этот процесс шел со скоростью $5 \cdot 10^{-3}$ Дарвина (1 Дарвин соответствует изменению признака на 0.01 за 1000 лет). Эффективность искусственного отбора в современную эпоху оказалась намного более высокой и скорость его достигает $1 \cdot 10^{2}$ Дарвинов, т. е. в 0.5 млн. раз большую, чем наблюдается в природе. Это позволяет довольно оптимистически говорить о перспективах селекции граната по данному признаку (Левин, 1977б). Во всяком случае это не противоречит эволюционным тенденциям рода *Punica*.

Повышение морозостойкости происходило и происходит на уровне физиологических изменений, закрепляемых отбором и, как можно полагать, относится к идиоадаптационным приспособлениям. Более консервативными оказались некоторые анатомо-физиологические признаки побегов и ветвей, в результате чего низкие отрицательные температуры на северной границе ареала вызывают их иссушение, степень которого варьирует у разных форм, но в любом случае сказывается на снижении зимостойкости (Кучерова, 1976). Отсутствие защитных механизмов (по-видимому, несовершенное строение перидермы, слабая водоудерживающая способность) — следствие термофильности и мезофильности рода *Punica*, отзвук его тропического происхождения и следствие нарушения интеграции организма в зимний период. Существующий полиморфизм по этим признакам опять-таки говорит в пользу того, что эволюция, хотя и с очень низкой скоростью, продолжается в данном направлении.

Появление холодного периода года в климате территории естественного распространения рода *Punica* привело к укорочению периода вегетации. Коренным образом изменился характер цветения, ремонтантность сохранилась лишь как остаточное явление, что привело к частичному возникновению зимующих цветковых почек (Кульков, 1964). Розанов (Розанов, Воробьева, 1976) полагает, что у рода *Punica* имеются лишь «зачатки» периода органического зимнего покоя, он еще не является обязательным компонентом его биологии. Мы считаем, что по этому признаку внутри *P. granatum* намечается определенная дифференциация, идет процесс выработки идиоадаптаций.

Оптимальной средней температурой для прохождения периода зимнего покоя у рода *Punica*, по данным Розанова, является температура около 16° С, но для этого рода характерна также способность проходить период покоя в довольно широком температурном диапазоне — от 6.7 до 19.4° С, что можно рассматривать как приспособление к меняющимся условиям осенне-зимнего периода на значительной территории ареала рода *Punica*, т. е. как идиоадаптацию. Высокие температуры приводят к ускорению прохождения периода зимнего покоя.

Ксерофильная линия эволюции покрытосемянных шла одновременно с криофильной линией эволюции в тропической и субтропической зонах (Попов, 1963). Этот процесс взаимосвязанно, как уже отмечалось, протекал и у *Punicaceae*.

Род *Socotria* является более мезофитным родом по сравнению с родом *Punica*, который более далеко продвинут в сторону ксероморфизации (Левин, Соколова, 1979), являющейся общим направлением эволюции растений Древнего Средиземья (Вульф, 1944). Но и в направлении ксерофильной эволюции род *Punica* ушел относительно недалеко, о чем свидетельствует преобладающий характер его местообитаний в природе, в большинстве обеспеченных водой. Часть структурных признаков побегов по-прежнему имеет мезофильный характер (часто рассеянно-сосудистость, супротивная межсосудистая поровость, волокнистые трахеиды), но специализированные или эволюционно продвинутые элементы — вазицентрическая паренхима, квадратно-гомогенные лучи и другие признаки — уже являются структурными особенностями ксерофитов и выработаны в ходе ксероморфизации рода (Новрузова, 1968). Черты ксерофитизма проявляются и в строении листьев рода *Punica* (Иванова, 1950), большом числе устьиц (Василевская, 1954), очень высокой интенсивности транспирации (Сергеев, Сергеева, 1948). Различные исследователи по-разному определяют отношение рода *Punica* к влаге, характеризуя его как теплолюбивый ксерофит (Лепехина, 1963), условный ксерофит (Розанов, 1943), ксеромезофит (Гроссгейм, 1940), ксерофитизированный мезофит, переходный тип от мезофита к ксерофиту (Стребкова, 1962), мезофит, устойчивый к воздушной засухе (Гутиев, Мосияш, 1977). Мы склоняемся к мнению о преобладании у рода *Punica* мезофильных черт.

Определенный полиморфизм отмечается у рода *Punica* и по устойчивости к засухе (Badizadegan, 1975). Мезофильность ограничивает экспансию рода *Punica* четко очерченным кругом местообитаний, достигнутая степень ксерофитизма обеспечивает более выраженные гомеостатические свойства, проявляющиеся в большей жизнеспособности растений в неблагоприятных условиях увлажнения.

Эволюция реликтов происходила в условиях малой конкуренции (Камелин, 1965). Наличие ряда преадаптаций позволило роду *Punica*, попавшему в ходе геологических преобразований на восточную окраину Древнего Средиземья, продвинуться на запад по возникшему альпийскому поясу (Левин, 1978а, б; Левин, Соколова, 1979). Это было общее направление миграции растений в период отступания Тетиса (Бобров, 1978). Коридором для миграции *Punica* в плювиальные периоды на запад служили горные системы в определенных границах вертикального профиля. Объяснение этому надо искать в экологии *P. granatum* — неконкурентного ценофобного вида, прерывистость поселений которого выражена резко, так как пригодные для его существования территории вкраплены небольшими участками в массивы непригодных биотопов. М. Г. Попов (1963) называет такие виды маложизненными — они обитают на скалах, каменистых осыпях, голых склонах, где нет конкуренции других видов, и относит к ним три четверти видов покрытосемянных.

Местообитания рода *Punica* в горах связаны с почвенными новообразованиями — конусами выносов, шиферными осыпями, каменистыми склонами (Розанов, 1961), вообще эрозионными формами рельефа в силу его слабой конкурентоспособности (Иванова, 1950). Отсюда надо искать объяснение и большому разнообразию местообитаний, типов почв, фитоценозов, в которых ныне встречается род *Punica*. При его инвазии имеет значение в первую очередь обеспеченность водой, затем — отсутствие конкурентных видов. После закрепления в местообитании ухудшение условий водообеспеченности может и не привести к гибели растений рода *Punica*, отличающегося большой устойчивостью. В таких условиях и возник ценотический ареал рода *Punica*, не отличающийся специфичностью.

Довольно часто высокая специализация даже в отношении немногих признаков ведет к значительной общей специализациии при сохранении целого ряда относительно примитивных признаков (Цвелев, 1973). Это положение подтверждается и на примере таких своеобразных, систематически обособленных реликтов, как представители сем. *Punicaceae*, у которых широко развита гетеробатмия.

Род *Punica* завершил процесс арогенеза, по-видимому, к концу палеогена, позднее у него происходили лишь процессы аллогенеза, и отдельные идиоадаптации довольно явственно продолжают вырабатываться в современную эпоху. От момента выхода рода *Punica* к восточной оконечности Древнего Средиземья до миграции его на крайний запад этой области прошел, по-видимому, не один десяток миллионов лет, и современные популяции, унаследовавшие генный пул исходных мигрантов, в генетическом и морфофизиологическом отношениях, вероятно, неоднородны (специальные исследования отсутствовали). Тем не менее мономорфность всех популяций настолько велика, что *P. granatum* справедливо относится к персистентным видам, у которых внутривидовая изменчивость не достигает достаточной степени организованности, чтобы можно было говорить о внутривидовых таксономических категориях. Персистирование связано с выработкой приспособительных механизмов, обеспечивающих «запас надежности», позволяющий персистентным видам сохраняться в течение десятков миллионов лет (Астафьев, 1972). Возможность сохраниться до настоящего времени имели лишь более высокоспециализированные группы — «тупики» эволюции, поскольку возникшие в результате адаптивной радиации менее специализированные группы в дальнейшем продолжали эволюировать, испытывая все новые и новые адаптивные радиации (Цвелев, 1970). В процессе эволюции падает вариабельность нуклеотидного состава ДНК, появляется «система запретов», не позволяющая на данном генотипическом и морфофизиологическом уровне осваивать определенные среды (Цвелев, 1973).

Что касается рода *Socotria*, то его биологические, морфологические, анатомические и цитологические особенности (Niedenzu, 1898; Шилкина, 1973; Левин, Соколова, 1979; Левин, 1980), дают возможность говорить о нем как о более примитивном представителе сем. *Punicaceae*, консервативном эндемике и исчезающем реликте, последние демы которого сохранились в рефугиуме на о. Сокотра, представляющем собой осколок Гондваны с флорой, ныне относимой к афро-индийской тропической флоре палеогена (Камелин, 1973), насыщенной олиго- и монотипными родами (Тахтаджян, 1978). Этот угасающий монотипный род закончил эволюционное развитие, по-видимому, не позже начала палеогена.

Поскольку наиболее правильным показателем биологического прогресса оказывается число видов (Гептнер, 1965), то сем. *Punicaceae*, по-видимому, представляет собой пример тупиковой ветви эволюции, в которой развитие в данном направлении прекратилось, вероятно, вскоре после возникновения, но разновременно для разных его представителей (Левин, Соколова, 1979).

ЛИТЕРАТУРА

Акунья Х., Грудзинская И. А., Муньес О. (1973). О кубинских полулистопадных лесах с *Celtis trinervia* Lam. Бот. ж., 58, 12. — Астафьев А. К. (1972). Надежность и прогрессивная эволюция. В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., Наука. — Бобров Е. Г. (1978). Об «Основах флорогенетики» М. Попова и о происхождении равнинных пустынь Средней Азии. Бот. ж., 63, 10. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, Изд. АН ТССР. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. М., Изд. АН СССР. — Гаммерман А. Ф., Монтеверде Н. Н., Соколов В. С. (1957). Лекарственные растения СССР. В кн.: Растительное сырье СССР, 2. — Гедых В. Б. (1979). Развитие зарослей черники и ее урожай. Растит. ресурсы, 15, 1. — Гептнер В. Г. (1965). Структура систематических групп и биологический прогресс. Зоол. журн., 44, 9. — Гроссгейм А. А. (1940). Реликты Восточного Закавказья. Баку, Изд. Азерб. фил. АН СССР. — Гутиев Г. Т. (1958). Субтропические плодовые растения. М., Сельхозгиз. — Гутиев Г. Т., Мосияш А. С. (1977). Климат и морозостойкость субтропических растений. Л., Гидрометеоиздат. — Завадский К. М. (1971). К исследованию движущих сил арогенеза. Ж. общ. биол., 32, 5. — Зелепуха С. И. (1973). Антимикробные свойства растений, употребляемых в пищу. Киев, Наукова думка. — Иванова А. Б. (1950). О лиственных ксерофильных редколесьях Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 8. — Камелин Р. В. (1965). О родовом эндемизме флоры Средней Азии. Бот. ж., 50, 12. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней

Азии. Л., Наука. — Кордюм Е. Л., Глущенко Г. И. (1976). Цитоэмбриологические аспекты пола покрытосеменных. Киев, Наукова думка. — Кульков О. П. (1964). Особенности формирования урожая граната. Тр. Южно-Узбек. селекц. плодово-виноградной ст. Н.-и. инст. садовод., виноград. и виноделия им. Р. Р. Шредера, 2. — Кучерова Т. П. (1976). Устойчивость граната к обезвоживанию и низким температурам в осенне-зимний период. Субтропические культуры, 3. — Левин Г. М. (1966а). Биологические особенности яблони в Туркмении. Тр. Туркм. оп. ст. ВИР, 4. — Левин Г. М. (1966б). Некоторые особенности развития древесных растений в Туркмении. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 2. — Левин Г. М. (1976а). Жизненные формы граната (*Punica granatum* L.) в Туркмении. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 5. — Левин Г. М. (1976б). Устойчивые сорта граната. Защита растений, 10. — Левин Г. М. (1977а). Изменчивость дикого граната Западного Копетдага. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 5. — Левин Г. М. (1977б). Итоги изучения и перспективы культуры граната в Туркмении. Материалы науч.-метод. совещ. по культуре граната в Средней Азии. Ташкент. — Левин Г. М. (1978а). Биология цветения граната (*Punica granatum* L.) в Туркменистане. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 5. — Левин Г. М. (1978б). Особенности плодоношения граната (*Punica granatum* L.) в юго-западном Туркменистане. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 6. — Левин Г. М. (1978в). *Б. С. Розанов.* Явление короткопестичности у цветков граната. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 3. — Левин Г. М. (1980). Материалы к познанию семейства *Punicaceae* Horan. Бот. ж., 65, 3. — Левин Г. М., Соколова Е. А. (1979). Материалы к познанию *Punica protopunica* Balf. f. (*Punicaceae*). Бот. ж., 64, 7. — Лепехина А. А. (1963). Деревья и кустарники Дагестана. Автореф. дис. Л. — Лопотт М. С. (1940). Карликовый гранат (*Punica granatum* var. *nana* Pers.). Бюл. по культурам сухих субтропиков, 6. — Лысогор Т. А. (1973). Биохимическое исследование гранатов разных районов произрастания и их промышленное использование. Автореф. канд. дис. Одесса. — Новрузова З. А. (1968). Водопроводящий комплекс древесных и кустарниковых растений в связи с экологией. Баку, Элм. — Попов М. Г. (1958). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Избр. соч. Ашхабад, Изд. АН ТССР. — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. М., Изд. АН СССР. — Разумовский С. М. (1969). О границах ареалов и флористических линиях. Бюл. ГБС АН СССР, 72. — Розанов Б. С. (1943). Селекция граната на юге Узбекистана. Канд. дис. Ташкент. — Розанов Б. С. (1961). Культура граната в СССР. Сталинабад, Изд. АН ТаджССР. — Розанов Б. С. (1977). Явление короткопестичности у цветков граната. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 2. — Розанов Б. С. (1979). Факторы эволюции пола у цветковых растений на примере *Punica granatum* L. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 1. — Розанов Б. С., Воробьева Л. Т. (1976). О зимнем покое у субтропических плодовых и орехоплодных растений. Тематический сборник научных трудов ТаджНИИЗ, 8. — Русанов Ф. Н. (1949). Опыт пятнадцати лет интродукции экзотов в условиях Ташкента. Тр. Бот. сада АН УзССР, 1. — Сергеев Л. И., Сергеева К. А. (1948). О путях повышения стойкости маслины и фейхоа. Тр. Никитск. бот. сада, 24, 3. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. М., Советская наука. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. М., Высшая школа. — Середкин С. А., Питайкина Е. И. (1976). Метод корреляции в оценке действия некоторых факторов на урожай и качество плодов граната. Тр. НИИСВиВ им. Р. Р. Шредера, 37. — Смирнов С. А. (1968). Морфология побегов и органогенез цветка граната. Канд. дис. Л. — Стребкова А. Д. (1962). Экологические свойства и географическое распространение граната. Тр. АзНИИСВиСК, 6. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области Земли. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1970). О направлениях соматической эволюции покрытосеменных растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 75, 2. — Цвелев Н. Н. (1973). О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции. Бюл. МОИП, отд. биол., 78, 2. — Шилкина И. А. (1973). К анатомии древесины рода *Punica* L. Бот. ж., 58, 11. — Эрдтман Г. (1956). Морфология пыльцы и систематика растений. М., ИЛ. — Юсуфов А. Г. (1972). Значение вегетативного размножения в прогрессивной эволюции растений. В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., Наука. — Ядров А. А. (1964). О температурных пределах активности пыльцы плодовых. Тр. Южно-Узбек. селекц. плодово-виноградной ст. Н.-и. инст. садовод., виноград. и виноделия им. Р. Р. Шредера, 2. — Badizadegan M. (1975). Growth of pomegranate (*Punica granatum* L.) as affected by soil moisture tension. J. Hortic. Sci., 50. — Martin J. L. (1968). Dwarf pomegranates. Horticulture, 6. — Nath N., Randhawa G. S. (1959). Studies on floral biology in the pomegranate (*Punica granatum* L.). II. Anthesis, dehiscence, pollen studies and receptivity of stigma. Ind. J. Horticulture, 16, 3. — Niedenzu F. (1898). *Punicaceae.* In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 3. Teil. Abteilung 7. — Rivals P. (1960). Les espèces fruitieres introduites a l'ile de la Reunion. Tr. Lab. forest. de Toulouse, 5, 1, 3. — Singh S., Krishnamurthi S., Katyal S. L. (1963). Fruit culture in India. Dehli.

Туркменская опытная станция,
пос. Кара-Кала.

Получено 22 X 1979.

УДК 581.3 : 582.998

Г. В. Пустовойт, Т. С. Федоренко

ОСОБЕННОСТИ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ ПРИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ *HELIANTHUS TOMENTOSUS (ASTERACEAE)* С ДРУГИМИ ВИДАМИ ЭТОГО РОДА

G. V. PUSTOVOIT, T. S. FEDORENKO. THE PECULIARITIES OF FERTILIZATION DURING THE DISTANT HYBRIDIZATION OF *HELIANTHUS TOMENTOSUS* (*ASTERACEAE*) WITH SOME OTHER SPECIES OF THIS GENUS

Изучали процесс оплодотворения при отдаленной гибридизации *Helianthus tomentosus* с другими видами рода *Helianthus*, в том числе с культурным подсолнечником *H. annuus*. Установлено, что в зависимости от опылителя проявляются два типа несовместимости — полная и частичная. В первом случае пыльцевые зерна отцовской формы не прорастают на рыльцах *H. tomentosus*. Во втором, несмотря на большие отклонения в росте пыльцевых трубок, спермии попадают в зародышевые мешки и образуются гибридные зародыши. Слабая плодовитость растений *H. tomentosus* при скрещивании их с культурным подсолнечником объясняется высокой степенью стерильности женской сферы и частичной несовместимостью тканей скрещиваемых компонентов.

Поражаемость *Helianthus annuus* L. различными болезнями (в настоящее время их известно более 40) наносит значительный ущерб состоянию этой культуры. Среди культурных форм подсолнечника отсутствуют такие, которые могли бы быть источниками иммунитета, в то время как многие дикие виды обладают обусловленным генотипически иммунитетом к основным патогенам подсолнечника, благодаря чему они обычно используются в качестве исходных форм при селекции на иммунитет.

Для селекции подсолнечника представляют интерес скрещивания тетраплоидного вида *H. tomentosus* Mich ($4x=68$) с диплоидным культурным подсолнечником *H. annuus* ($2x=34$).

H. tomentosus — вид, устойчивый к ряду опасных заболеваний, в том числе к вертициллезу. Скрещивания удаются в том случае, когда дикий вид берется в качестве материнского. Слабая плодовитость *H. tomentosus* при скрещивании с культурным подсолнечником значительно тормозит селекционную работу. Для повышения эффективности скрещивания важно изучить причины низкой завязываемости гибридных семянок. С этой целью исследовали процесс оплодотворения у *H. tomentosus* и развитие гибридных зародышей.

Природа взаимодействия половых элементов в процессе отдаленной гибридизации подробно изучена на табаке (Банникова, 1965, 1970), пшенице (Батыгина, 1966), картофеле (Букасов, Костина, 1970) и ряде других культур. Эмбриология межвидовых взаимоотношений у подсолнечника изучена слабо, а у *H. tomentosus* такие исследования вовсе не проводились.

В результате самонесовместимости у *H. tomentosus* не завязываются семянки при самоопылении и искусственном опылении смесью пыльцы внутри вида. Очень низкая плодовитость растений имеет место и при свободном цветении, например от 555 корзинок мы получили 499 семянок (0.9 семянок на одну корзинку). Как показал цитологический анализ, все семена были триплоидными ($3x=51$), несмотря на то что рядом с опытными растениями произрастали виды разной плоидности ($2x=34$, $4x=68$, $6x=102$). Поэтому мы предположили, что *H. tomentosus* скрещивается в основном с диплоидными видами.

Материал и методика

Мы изучали характер оплодотворения (прогамная фаза) при опылении растений *H. tomentosus* пыльцой диких видов разной плоидности и различных сортов культурного подсолнечника *H. annuus*, а также пыльцой диплоидных межвидовых гибридов.[1] На рыльца *H. tomentosus* наносили обильное количество пыльцы разных опылителей. Пыльца бралась от 10 растений каждого вида. Через 30 мин после опыления производили фиксацию. О результативности скрещивания судили по числу проросших пыльцевых зерен и гибридных (трехсуточных) зародышей. Исследования проводили на временных препаратах, приготовленных из фиксированного материала. Объекты окрашивались по Фёльгену, рыльца подкрашивали светлым зеленым, а неоплодотворенные зародышевые мешки — гематоксилином Эрлиха. Препарирование дифференцированных зародышей проводили на живом материале. Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом.

---

[1] Межвидовые гибриды получены Г. В. Пустовойт от скрещивания топинамбура с культурным подсолнечником.

Результаты исследования

Эффективность отдаленной гибридизации в значительной степени зависит от плоидности скрещиваемых компонентов (Титова, 1964; Марченко, 1968; Ахмедова, 1970), а также морфологических особенностей пыльцевых зерен, трубок, столбиков (Костов, Прокофьева, 1935).

В качестве опылителей мы использовали дикие виды подсолнечника разной плоидности (2x, 4x, 6x),[2] сорта культурного подсолнечника (2x=34) и диплоидные гибриды. Изучали качество пыльцы и ее морфологические особенности.

Пыльца материнской формы *H. tomentosus* характеризуется большой изменчивостью. Диаметр пыльцевых зерен варьирует в пределах 30—44 мкм. Около 30% пыльцевых зерен относится к средней фракции (34—43 мкм). У всех видов, в том числе и у *H. tomentosus*, пыльцевые зерна шиповидные, трехпоровые; в некоторых случаях встречались четырехпоровые. Оплодотворяющая способность пыльцы опылителей в среднем была высокой (табл. 1). Исключение составляли тетраплоидный вид *H. lactiflorus* (45.2%) и диплоидный *H. debilis* (23.2%).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика пыльцы опылителей

Опылители	Число хромосом 2n	Фертильность пыльцы, %	Диаметр пыльцевых зерен, мкм
H. tuberosus	102	87.0	30.6
H. rigidus	102	97.5	30.6
H. lactiflorus	68	45.2	32.8
H. scaberrimus	68	78.0	31.7
H. debilis	34	23.2	30.9
H. giganteus	34	92.2	29.1
Армавирский	34	96.3	34.7
Молдавский	34	97.3	33.6
ВНИИМК 8931	34	90.8	34.8
Гибрид 40 *	34	83.5	33.5
Гибрид 41	34	98.4	34.8

* Гибриды 40 и 41 получены от скрещивания топинамбура с культурным подсолнечником.

Среди диких видов наиболее выровненная пыльца наблюдалась у гексаплоидных (коэффициент вариации не превышал 6%). Пыльца диких видов мельче, чем у культурного подсолнечника и межвидовых гибридов (табл. 2).

При сравнении величины пыльцевых зерен за контроль бралась пыльца культурного подсолнечника (сорт Молдавский), у которого средний диаметр пыльцевых зерен меньше, чем у других культурных сортов и межвидовых гибридов (33.6±0.3 мкм). Недостоверная разница на 5% уровне значимости получается лишь при сравнении контроля с тетраплоидным видом *H. lactiflorus*.

Более крупная пыльца (34.8 мкм) формируется у культурного подсолнечника сорта ВНИИМК 8931 и межвидового гибрида 41 (табл. 1). Полученные

---

[2] Основное число равно 17.

ТАБЛИЦА 2

Сравнение размеров пыльцевых зерен диких видов и культурного подсолнечника

Вид	Плоидность	Средний диаметр пыльцевых зерен M±m, мкм	Критерий существенности разности, *t*	
			фактический *	теоретический
H. giganteus	2x	29.1 ±0.29	4.0	12.2
H. debilis	2x	30.9 ±0.53	4.0	4.5
H. scaberrimus	4x	31.7 ±0.31	4.0	4.7
H. rigidus	6x	30.6 ±0.20	4.0	10.1
H. tuberosus	6x	30.6 ±0.25	4.0	8.8
H. annuus	2x	34.1 ±0.27	—	—

* Уровень значимости 1%.

данные позволяют сделать вывод о том, что в целом пыльцевые зерна отцовских и материнских форм незначительно различаются по величине.

В скрещиваниях, как мы и предполагали, самый высокий процент прорастания пыльцы отмечался при опылении более крупной пыльцой диплоидных видов и гибрида 41. Через 20 мин после опыления на рыльцах наблюдалось большое число проросших пыльцевых зерен (до 100 штук) (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Влияние опылителей на скрещиваемость *H. tomentosus* с отдаленными видами

Опылители	Число хромосом 2n	Результативность скрещивания	
		число проросших пыльцевых зерен на рыльце, шт.	число гибридных зародышей, шт.
H. tuberosus	102	5—10	1
H. rigidus	102	10—12	2
H. lactiflorus	68	—	—
H. scaberrimus	68	—	—
H. debilis	34	80—100	—
H. giganteus	34	1—3	—
Армавирский	34	70—90	6
Молдавский	34	60—100	8
ВНИИМК 8931	34	60—90	14
Гибрид 40	34	90—100	9
Гибрид 41	34	150—200	10

Примечание. Прочерки означают отсутствие проросших пыльцевых зерен или гибридных зародышей.

В ряде случаев была отмечена коррелятивная зависимость между числом проросших пыльцевых зерен на рыльцах и образованием гибридных зародышей (табл. 3).

Семянки завязывались в основном там, где было много проросших пыльцевых зерен, однако пыльца *H. debilis* хотя и активно прорастала на рыльцах *H. tomentosus*, но семянки не формировались. Следовательно, при отдаленной гибридизации нормальный рост пыльцевых зерен еще не говорит о возможности скрещивания видов. Это подтверждается и тем фактом, что, несмотря на большое число проросших на рыльцах *H. tomentosus* пыльцевых зерен культурного подсолнечника и межвидовых гибридов, завязываемость семян была низкой (в среднем от 6 до 14 семян на одну корзинку). Как показали наши наблюдения, в зависимости от опылителя оплодотворение протекает по-разному: могут проявляться два типа несовместимости — полная или частичная. При полной несовместимости (с такими видами, как *H. lactiflorus*, *H. scaberrimus*) пыльцевые зерна при попадании на рыльце набухают, но лопаются, не образуя пыльцевых трубок. При частичной — пыльцевые зерна прорастают, однако через некоторое время их рост подавляется. Примером частичной несовместимости может служить комбинация скрещивания *H. tomentosus*×*H. annuus*.

Именно в этой комбинации подробно были изучены процесс оплодотворения и эмбриогенез.

Полное созревание мужского гаметофита у подсолнечника совпадает с моментом растрескивания пыльников. Пыльцевые зерна, наносимые на рыльце, вполне зрелые, имеют два длинных ланцетовидных спермия и вегетативное ядро. Для обоих видов характерно различие спермиев одной пары по длине, что доказано на основе их измерения у 500 пыльцевых зерен каждого вида. Статистическая обработка данных показала достоверную разницу по средней длине спермиев одной пары как у *H. annuus*, так и у *H. tomentosus* (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Морфологические различия спермиев у скрещиваемых компонентов

Вид	Средняя длина спермия, мкм, M±m		Критерий существенности разности, *t*	
	длинного	короткого	фактический	теоретический
H. annuus	24.8±0.64	21.2±0.65	4.0	3 *
H. tomentosus	32.6±1.59	27.9±1.42	2.2	2 **

* Уровень значимости 1%.
** Уровень значимости 5%.

Подобные результаты получены при измерении спермиев в пыльцевых трубках спустя 15—30 мин после нанесения пыльцы на рыльце. В среднем при одинаковом диаметре пыльцевых зерен мужские гаметы *H. annuus* значительно мельче, чем у *H. tomentosus*. Различие спермиев одной пары по длине обнаружено в разных систематических группах покрытосемянных (*Liliaceae*, *Amaryllidaceae*, *Tamaricaceae* и др.). Для рода *Helianthus* такие данные получены впервые.

Н. С. Беляева (1973) установила, что у представителей рода *Lagea* в результате спермиогенеза образуются два спермия, разные по величине. Более мелкий спермий сливается с ядром яйцеклетки, крупный — оплодотворяет центральную клетку. К сожалению, на нашем объекте трудно проследить за поведением разных спермиев в зародышевом мешке, так как чаще они попадают в него в спирализованном состоянии и имеют округлую форму.

Пыльца *H. annuus* начинает прорастать на рыльцах *H. tomentosus* через 5—15 мин после опыления. При внутривидовом опылении подсолнечника пыльцевые трубки появляются также через 5—10 мин (Плотников, 1940; Устинова, 1951). Отсюда следует, что в начале прогамной фазы оплодотворения барьер несовместимости между отдаленными формами отсутствует. При обильном опылении число проросших пыльцевых зерен на рыльцах непостоянно — от 1 до 300 штук (рис. 1). Наблюдаемую разницу, вероятно, можно объяснить различной избирательной способностью рылец, на которую указывали И. М. Поляков и П. В. Михайлова (1951). По их мнению, весь процесс оплодотворения протекает избирательно не только в период взаимной избирательности гамет, но и в период прорастания пыльцы на рыльцах вплоть до приближения пыльцевых трубок к зародышевым мешкам.

При скрещивании *H. tomentosus* с *H. annuus* в начале роста пыльцевых трубок только начинают проявляться различного рода отклонения, а через 30 мин после опыления, когда спермии из пыльцевого зерна выходят в пыльцевую трубку, аномалии роста пыльцевых трубок носят массовый характер. Так, наблюдались следующие отклонения: образование петель, вздутий, рост пыльцевых трубок в обратном направлении (рис. 2), часть пыльцевых трубок через разные промежутки времени изливала содержимое в ткань рыльца. Несовместимость прорастающих пыльцевых трубок и тканей пестика проявляется иногда в самом рыльце. Характер дегенерации содержимого в этом случае сходен с таковым при самоопылении. В отдельных случаях они прекра-

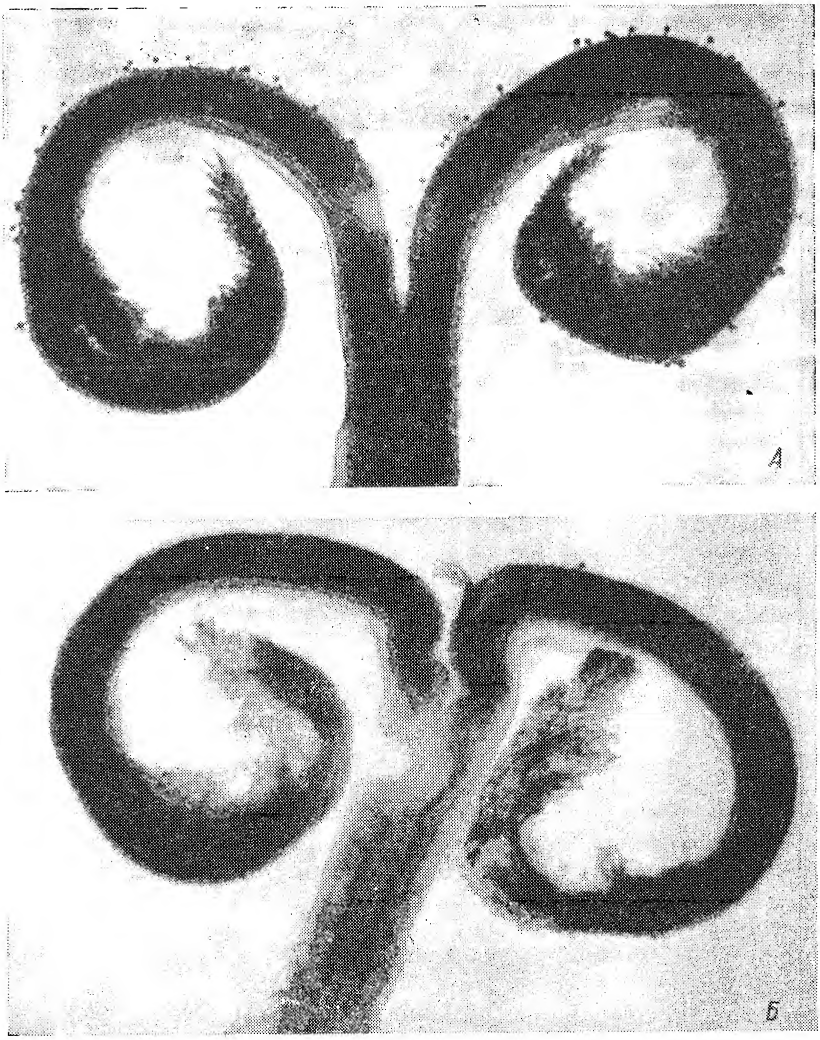


Рис. 1. Разная избирательность рылец *Helianthus tomentosus* к пыльце культурного подсолнечника.

А — много проросших пыльцевых зерен; *Б* — одно проросшее пыльцевое зерно. Увел. 13.

щают рост в столбике вследствие того, что на их концах образуются простые или сложные вздутия, возникающие в результате слияния нескольких пыльцевых трубок. Таким образом, барьер несовместимости тканей при отдаленной гибридизации *H. tomentosus* с *H. annuus* проявляется как в рыльце, так и в столбике. Сходные аномалии роста пыльцевых трубок при отдаленных скрещиваниях и самоопылении наблюдали Т. Б. Батыгина, О. Н. Долгова и С. Н. Коробова (1961) у ряда перекрестноопыляемых растений.

Нормальные пыльцевые трубки *H. annuus* через 1 ч после опыления достигают микропиллярной части зародышевого мешка, а в некоторых случаях уже наблюдается и двойное оплодотворение. При отдаленных скрещиваниях в зародышевый мешок, как правило, попадает одна пара спермиев. Просмотрев большое число оплодотворенных семяпочек, мы не встретили случаев диспермии или полиспермии, что часто наблюдается у культурного подсолнечника (Устинова, 1951).

Если процесс оплодотворения протекает правильно, то через 6 ч после прорастания пыльцы наступает первый митоз вторичного ядра зародышей мешка, а через 10—12 ч ядрышко спермия обнаруживается в ядре яйцеклетки. Однако не всегда при наличии обоих спермиев в зародышевом мешке происходит двойное оплодотворение. Наблюдаются случаи оплодотворения или только

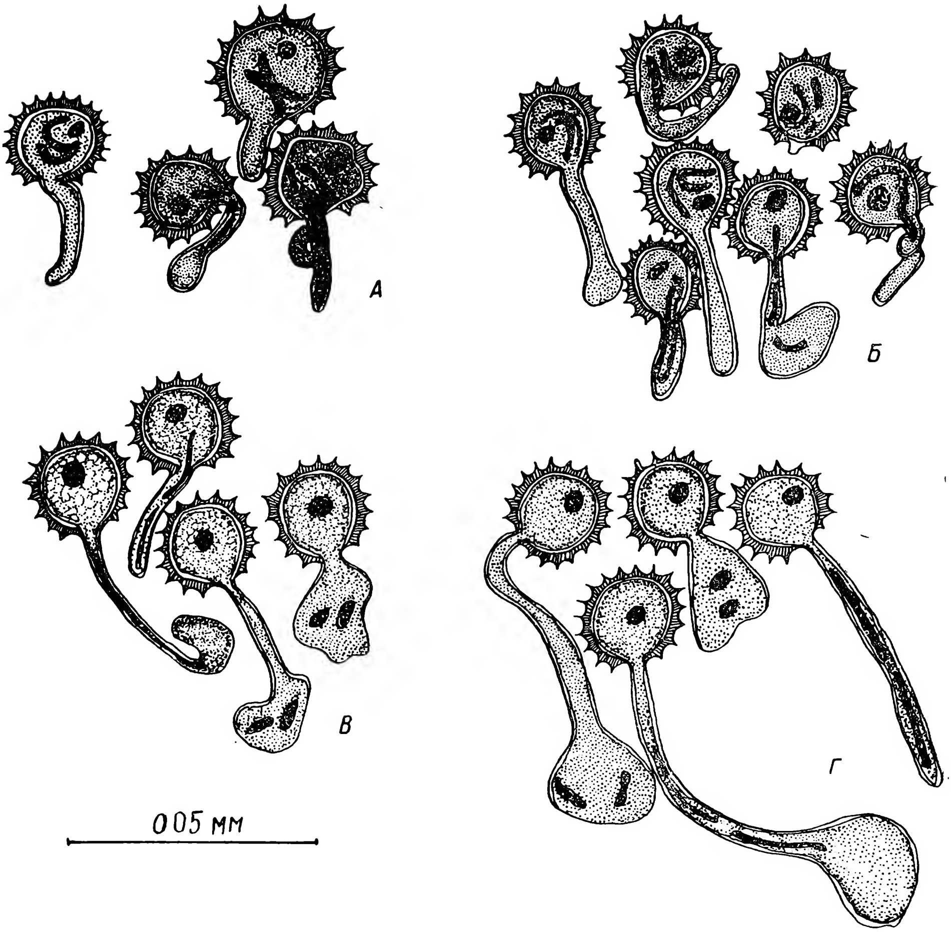


Рис. 2. Характер прорастания пыльцевых зерен подсолнечника *Helianthus annuus* на рыльцах *H. tomentosus*.

А — через 5 мин после опыления, *Б* — через 30 мин, *В* — через 60 мин после нанесения пыльцы, *Г* — через 3 ч.

яйцеклетки, или только ядра центральной клетки. В таких случаях эндосперм или зародыш погибают на разных этапах своего развития. После двойного оплодотворения в большинстве случаев первым разрушается эндосперм.

Некоторые авторы (Beamish, 1955; Ахмедова, 1970) объясняют случаи аномалий в эндосперме и зародыше соматопластической стерильностью (Cooper, Brink, 1940), когда чрезмерное разрастание эндотелия препятствует притоку питательных веществ. Это вызывает сначала гибель эндосперма, затем зародыша. Как показали наши исследования, в период формирования зародыша в большинстве случаев отмечается интенсивное деление клеток эндотелия. Зарастание полости зародышевого мешка происходит с боков или с микропиллярной стороны. Клетки тапетума делятся беспорядочно и выпячиваются в полость зародышевого мешка. С другой стороны, мы наблюдали и такие случаи, когда тапетальный слой морфологически не изменяется, а зародыш погибает при наличии нормального эндосперма. Часто также в неоплодотворенных зародышевых мешках с дегенерирующими компонентами отмечается разрастание интегументального тапетума.

На основании вышеизложенного мы склонны считать, что разрастание тапетума не есть единственная причина стерильности оплодотворенных семяпочек. Не исключено, что гибель гибридного зародыша происходит в результате нарушений в хромосомном аппарате материнского организма, а в последующем — в эндосперме и зародыше.

Развитие зародыша у *H. tomentosus* происходит по типу Asteraceae. Формируются подвесок и собственно зародыш. Через двое суток после опыления зародыш становится многоклеточным и принимает шаровидную форму. Дифференциация зародыша начинается на третьи сутки после опыления. На четвертые сутки явно выражено отставание гибридных зародышей в росте. Наряду с крупными дифференцированными зародышами встречаются недифференцированные, шаровидные. Форма семядолей у гибридных зародышей бывает угловатая, округлая, удлиненная.

Для растений *H. tomentosus* характерна высокая стерильность женской сферы. В большинстве случаев зародышевые мешки не развиваются, реже дегенерируют на разных этапах развития. Фертильность зародышевых мешков изменяется у отдельных растений от 33.8 до 54%.

Низкая плодовитость *H. tomentosus* при скрещивании с *H. annuus* объясняется высокой степенью стерильности женской сферы и частичной или полной несовместимостью тканей скрещиваемых компонентов, в результате чего многие яйцеклетки остаются неоплодотворенными или происходит гибель зародышей на разных этапах эмбриогенеза.

В зависимости от плоидности опылителей и морфологических особенностей их пыльцы меняется характер межвидовых взаимоотношений в скрещиваниях. При свободном цветении *H. tomentosus* в основном воспринимает пыльцу диплоидных видов. При закрытом цветении хорошо завязываются семена в том случае, когда в качестве отцовской формы используется диплоидный культурный подсолнечник и диплоидные межвидовые топинамбурподсолнечные гибриды.

ЛИТЕРАТУРА

Ахмедова М. М. (1970). Причины нескрещиваемости *Nicotiana glauca* и *Petunia hybrida* при прямом и обратном скрещивании. В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. М., Колос. — Банникова В. П. (1965). Цитоэмбриология отдаленных гибридов. Нарушения в процессе оплодотворения при гибридизации *Nicotiana glutinosa* L. с *N. rustica* L. Укр. бот. ж., 2. — Банникова В. П. (1970). Нарушения в процессе оплодотворения и формирования семян при отдаленной гибридизации табаков. В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. М., Колос. — Батыгина Т. Б. (1966). Процесс оплодотворения при отдаленной гибридизации в роде *Triticum* L. Бот. ж., 51, 10. — Батыгина Т. Б., Долгова О. Н., Коробова С. Н. (1961). Поведение пыльцевых трубок при внутри- и межвидовой гибридизации. ДАН СССР, 136, 6. — Беляева Н. С. (1973). О различных спермиях одной пары у некоторых покрытосеменных. Материалы Всес. симп. «Половой процесс и эмбриогенез растений». М. — Букасов С. М., Костина Л. И. (1970). Теоретические вопросы отдаленной гибридизации картофеля. В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. М., Колос. — Костов Д., Прокофьева А. А. (1935). Изучение пыльцевых трубок. Тр. Инст. генетики АН СССР, 10. — Марченко И. И. (1968). Топинамбур — подсолнечные гибриды и их цитологическое исследование. Цитология и генетика, 1. — Плотников А. П. (1940). Избирательность подсолнечника при оплодотворении. Яровизация, 2. — Поляков И. М., Михайлова П. В. (1951). Рост пыльцевых трубок в разных частях пестика и избирательность оплодотворения. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Титова Л. Н. (1964). К исследованию роста пыльцевых трубок при отдаленной гибридизации. Тр. Кубанск. с.-х. инст., 9, 37. — Устинова Е. И. (1951). Эмбриологический анализ завязей подсолнечника при опылении смесью пыльцы. Агробиология, 3. — Beamish K. J. (1955). Seed failure following hybridization between the hexaploid *Solanum demissum* and diploid *Solanum* species. Amer. J. Bot., 42, 3. — Cooper D. C., Brink R. A. (1940). Somatoplastic sterility as a cause of seed failure after interspecific hybridization. Genetics, 25, 6.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт масличных культур,
Краснодар.

Получено 18 II 1976.

УДК 581.9 : 581.55

С. Г. Самбук

К ВЫЯВЛЕНИЮ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ НЕПОЛНОЧЛЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

S. G. SAMBUK. TO THE ESTABLISHMENT OF THE FLORISTIC INCOMPLETENESS IN PLANT COMMUNITIES

Величина средней сопряженности любого вида выборки с видами, встреченными на пробной площади, характеризует степень соответствия экологии вида экологическим условиям данного сообщества. Если величина средней сопряженности отсутствующего вида с присутствующими равна или превышает величину средней сопряженности присутствующих видов между собой, то отсутствие вида можно рассматривать как статистически случайное, а сообщество — как флористически неполночленное по данному виду.

Понятие о неполночленности сообществ введено Л. Г. Раменским (1924). Т. А. Работнов (1960) предложил различать флористическую и ценотическую неполночленность. Сообщества, в состав которых входят все виды, способные обитать в данных условиях, называются флористически полночленными. При отсутствии в составе сообщества одного или нескольких видов, для которых данные условия являются подходящими, сообщество называется флористически неполночленным. Ценотическая неполночленность — такое состояние сообщества, когда один или несколько входящих в его состав компонентов представлены в меньшем обилии, чем это возможно, исходя из условий обитания (в настоящее время нет достаточно объективного способа выявления ценотической неполночленности, поэтому в данной работе будет рассматриваться только флористическая неполночленность).

Основными причинами неполночленности, по Работнову (1960), являются:

1) отсутствие заноса зачатков,

2) неблагоприятные условия из-за антропогенного воздействия на природу,

3) отмирание из-за климатических аномалий и массового размножения вредителей.

Конкурентное исключение экологически близких видов и пространственное исключение — невозможность двум растениям занимать в сообществе одно и то же место — также могут рассматриваться как причины флористической неполночленности.

Работнов (1960) отмечает, что неполночленность является существенным признаком состава ценоза, а В. И. Василевич (1975) считает, что флористическую неполночленность следует рассматривать не как исключение, а как закон. Поэтому правомерно сформулировать следующие вопросы:

1) каким образом можно выявить флористическую неполночленность сообществ,

2) как полученная информация может быть использована в дальнейшем?

Наиболее перспективным для выявления флористической неполночленности представляется анализ межвидовых сопряженностей. Межвидовые сопряженности — это показатели экологической близости видов, рассчитанные по их присутствию и отсутствию на пробных площадях. Если экологические амплитуды видов значительно перекрываются, т. е. виды имеют тенденцию встречаться вместе в сходных местообитаниях, или популяция одного вида благотворно влияет на развитие популяции другого, то виды оказываются положительно сопряженными друг с другом. Отрицательные сопряженности могут означать либо то, что один из видов имеет тенденцию исключать другой, определенным образом влияя на его популяцию, либо то, что два вида по-разному реагируют на неоднородность среды обитания (Уиттекер, 1980).

Выявление закономерностей встречаемости видов (вычисление межвидовых сопряженностей) в достаточно представительной выборке позволяет сделать заключение о том, насколько случайно отсутствие того или иного вида в каждом конкретном сообществе. Если рассматриваемый вид часто встречается вместе с остальными видами данного ценоза в других сообществах выборки, т. е. положительно сопряжен с ними, то отсутствие его в данном сообществе можно считать в большой степени случайным, а сообщество — флористически неполночленным по данному компоненту. Если вид отрицательно сопряжен с другими видами сообщества, то его отсутствие следует рассматривать как вполне закономерное, а сообщество не может считаться неполночленным по данному компоненту.

В качестве меры флористической неполночленности можно предложить значение средней сопряженности присутствующих видов между собой. Если значение средней сопряженности отсутствующего вида с присутствующими равно или выше средней сопряженности присутствующих видов между собой, то можно заключить, что данный вид имеет тенденцию в пределах рассматриваемой выборки встречаться вместе с видами сообщества. Это свидетельствует о сходстве их экологии и о том, что условия сообщества подходят для данного вида и, следовательно, при благоприятных обстоятельствах он мог бы здесь существовать: другими словами, сообщество является флористически неполночленным по данному виду. Если же значение средней сопряженности отсутствующего вида с присутствующими не достигает уровня сопряженности присутствующих видов между собой, то можно считать, что условия не подходят для развития популяции отсутствующего вида и сообщество не может рассматриваться как флористически неполночленное по данному компоненту.

Для проверки предположений мы использовали выборку из 320 геоботанических описаний, собранных в окрестностях дер. Дубки Бежаницкого р-на Псковской обл.[1] Часть описаний сделана на профиле длиной около 8 км, где были заложены и описаны 81 пробная площадь размерами 20×20 м (для лесных) и 10×10 м для луговых и болотных сообществ. Пробные площади располагались по ходу профиля через случайные интервалы от 10 до 200 м. Пять пробных площадей на болотах были комплексными, поэтому там было сделано по два описания. Покрытие видов кустарникового, травяного и мохового ярусов учитывали по следующей шкале: 0, +(условно 0.5), 1, 2, 3, 5, 8, 10, 20, 25, 30 и далее через 10% на 20 площадках размерами 0.5×1 м, располагавшихся через случайные интервалы в пределах пробной площади. Затем вычислялось среднее покрытие каждого вида по 20 площадкам. Участие древесных видов определялось по формуле (Боч, Василевич, 1976)

$$x_i = \frac{S_i P}{\sum S_i} \cdot 100\%,$$

S_i— сумма площадей сечения данной древесной породы, ΣS_i — сумма площадей сечения всех древесных пород на пробной площади, P — сомкнутость крон.

Остальные описания были собраны в ходе маршрутных исследований в радиусе до 10 км от района, где находился профиль.

В растительном покрове обследованной территории преобладают еловые и осиновые кисличные леса, приуроченные к ровным хорошо дренированным участкам рельефа. В травяном ярусе наряду с кислицей часто встречаются бореальные виды: *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *Luzula pilosa*, *Deschampsia caespitosa*. Однако постоянно присутствуют и неморальные элементы — *Anemone nemorosa*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, *Asarum europaeum*, *Sanicula europaea* и другие виды, хотя и менее обильные. Мхи (*Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, *Mnium cuspidatum* и др.) встречаются довольно часто, но сомкнутого яруса не образуют. В виде подроста отмечены клен, дуб, липа и ясень. Для подлеска характерны *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum*. На месте вырубленных ельников сформировались березовые леса с преобладанием в травяном покрове *Deschampsia caespitosa*. В настоящее время эти сообщества регулярно подвергаются воздействию выпаса.

Значительная часть обследованной территории заболочена. В основном это верховые и переходные болота, окруженные каймой заболоченных сосняков на торфе мощностью 1.5—2 м. Ширина облесенного кольца колеблется от нескольких сот метров до 2—3 км. Древесный ярус сложен из *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*. Хорошо выражен ярус болотных кустарничков (*Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*), подстилаемый сплошным ковром сфагновых мхов (*Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium*). В безлесных частях массивов встречаются олиго- и мезотрофные сообщества, различающиеся доминирующими видами сфагновых мхов и обилием видов травяно-кустарничкового яруса. В районе исследований, кроме перечисленных типов, встречены также серо- и черноольшанники и суходольные луга. Но полночленность этих сообществ не исследовалась, и поэтому мы не останавливаемся на их характеристике.

---

[1] В сборе материала принимали участие В. И. Василевич, Т. В. Бибикова, И. В. Сырокомская и автор.

Для анализа на выявление флористической неполночленности были отобраны четыре описания сообществ верховых и переходных болот, два описания кисличных ельников и два описания щучковых березняков.

Такой выбор вызван следующими причинами: 1) болотные сообщества и кисличные ельники представлены в выборке наибольшим числом описаний, что позволило более правильно выявить степень сопряженности большинства видов; 2) ельники и болота сравнительно мало пострадали от антропогенного воздействия и с известными оговорками могут рассматриваться как естественные растительные сообщества, в то время как березняки, совершенно определенно являются производным типом, причем регулярно подвергаются воздействию выпаса; 3) контрастные условия местообитаний позволяют сравнить полночленность сообществ, значительно отличающихся как по экологическому составу, так и по количеству слагающих их компонентов.

Для выявления флористической неполночленности перечисленных сообществ были вычислены значения межвидовых сопряженностей по L. Cole (1949) для 150 видов сосудистых растений и мхов, встретившихся не менее 10 раз на 320 площадях, описанных в ходе исследований.

В табл. 1—3 приведены средние коэффициенты сопряженности некоторых отсутствующих видов с присутствующими и каждого из присутствующих видов с остальными присутствующими (первый столбец в каждом из приведенных описаний) и проективные покрытия присутствующих видов (второй столбец). В нижней части таблицы даны средние коэффициенты сопряженности присутствующих видов между собой (C).

Очевидно, при анализе сообществ на флористическую неполночленность не имеет смысла включать в рассмотрение отсутствующие виды, отрицательно сопряженные с большинством присутствующих (в случае положительной сопряженности присутствующих видов между собой), так как такие виды заведомо не могут войти в состав анализируемых сообществ. Рассматривать следует только виды, положительно сопряженные с присутствующими. Поэтому в списки были включены виды, отсутствующие в сообществе, но встреченные в других сообществах данной ассоциации.[2]

Три из четырех рассмотренных сообществ болот (табл. 1) показали полную флористическую полночленность. В описаниях №№ 79, 82, 85 ни у одного из отсутствующих видов средняя сопряженность с присутствующими видами не достигла уровня сопряженности присутствующих видов между собой, т. е. при выбранной мере флористической полночленности ни один из отсутствующих видов приведенного списка не может войти в состав данных сообществ. В описании № 49 (олиготрофное багульниково-сфагновое болото с сосной) *Vaccinium uliginosum* и *Polytrichum alpestre* не встречены, но имеют среднюю сопряженность с видами сообщества +0.87 и +0.58 соответственно (сопряженность присутствующих видов между собой +0.58) и вполне могли бы войти в состав сообщества. Эти значения в таблицах выделены жирным шрифтом. Этот фитоценоз может рассматриваться как флористически неполночленный по указанным видам. В данном случае предложенное выражение меры неполночленности хорошо совпадает со сложившимися представлениями об экологии отсутствующих видов, что подтверждает правомерность предложенного показателя.

Из таблиц видно, что средняя сопряженность видов болотных сообществ между собой значительно выше, чем видов лесных сообществ. Это объясняется

---

[2] Ассоциации мы выделяли эвристико-статистическим методом (Василевич, 1980).

ТАБЛИЦА 1

Средняя сопряженность с присутствующими видами (А) и покрытие присутствующих видов (Б) в болотных сообществах

Вид	№ описания							
	49		79		82		85	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Andromeda polifolia	0.73	+	0.77	1	0.72	3	0.72	+
Chamaedaphne calyculata	0.70	3	0.85	2	0.92	1	0.92	+
Eriophorum vaginatum	0.70	5	0.97	4	0.93	2	0.96	+
Ledum palustre	0.84	24	0.53	—	0.33	—	0.30	—
Melampyrum pratense	0.61	1	0.08	—	—0.02	—	0.00	—
Oxycoccus palustris	0.70	3	0.99	1	1.00	1	1.00	+
Phragmites australis	0.06	—	0.10	—	—0.01	—	0.04	—
Vaccinium vitis-idaea	0.00	—	—0.62	—	—0.68	—	—0.62	—
V. uliginosum	0.87	—	0.38	—	0.15	—	0.03	—
Pleurozium schreberi	0.13	2	—0.48	—	—0.56	—	—0.60	—
Dicranum polysetum	0.30	+	—0.23	—	—0.36	—	—0.38	—
Picea abies	—0.57	—	—0.90	—	—0.97	—	—0.97	—
Betula pubescens	—0.25	—	—0.66	—	—0.75	—	—0.75	—
Pinus sylvestris	0.41	24	0.07	—	0.08	—	—0.10	—
Polytrichum alpestre	0.58	—	0.70	+	0.61	—	—0.30	—
Sphagnum magellanicum	0.61	6	0.94	62	0.94	26	0.79	+
S. angustifolium	0.61	86	0.94	29	0.93	30	0.81	+
Drosera rotundifolia	0.34	—	0.84	+	0.80	+	0.75	—
Scheuchzeria palustris	0.13	—	0.79	+	0.83	+	0.84	+
Sphagnum fuscum	0.25	—	0.70	—	0.69	—	0.67	—
S. balticum	0.24	—	0.76	10	0.73	—	0.70	—
Carex limosa	0.05	—	0.77	+	0.83	1	0.79	+
Sphagnum fallax	0.03	—	0.69	—	0.77	41	0.73	—
Carex lasiocarpa	0.03	—	0.65	—	0.74	+	0.74	+
Sphagnum majus	—0.03	—	0.62	—	0.71	—	0.73	96
C	0.58		0.85		.85		0.83	

ТАБЛИЦА 2

Средняя сопряженность с присутствующими видами (А) и покрытие присутствующих видов (Б) в ельниках кисличных

Вид	№ описания			
	24		68	
	А	Б	А	Б
Aegopodium podagraria	0.29	+	0.27	+
Angelica sylvestris	0.20	—	0.19	—
Anemone nemorosa	0.35	+	0.34	+
Circaea alpina	0.28	—	0.26	+
Convallaria majalis	0.36	+	0.33	+
Deschampsia caespitosa	0.29	+	0.28	+
Dryopteris carthusiana	0.31	+	0.27	+
Equisetum sylvaticum	0.30	+	0.27	+
Fragaria vesca	0.33	+	0.35	+
Galeobdolon luteum	0.25	—	0.24	1
Gymnocarpium dryopteris	0.24	+	0.23	1
Hepatica nobilis	0.21	—	0.23	2
Luzula pilosa	0.23	+	0.20	+
Maianthemum bifolium	0.30	+	0 30	—
Melica nutans	0.17	—	0.21	—
Mycelis muralis	0.19	+	0.19	+
Oxalis acetosella	0.36	53	0.33	53
Lathyrus vernus	0.20	—	0.24	—
Orthilia secunda	0.27	+	0.24	+
Rubus idaeus	0.23	+	0.24	+
R. saxatilis	0.27	2	0.31	3

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	№ описания			
	24		68	
	А	Б	А	Б
Solidago virgaurea	0.34	+	0.28	+
Trientalis europaea	0.35	+	0.30	+
Vaccinium myrtillus	0.20	5	0.19	—
Viola riviniana	0.21	+	0.19	+
Rhytidiadelphus triquetrus	0.20	—	0.20	+
Pleurozium schreberi	0.19	+	0.18	2
Hylocomium splendens	0.20	—	0.17	—
Picea abies	0.34	67	0.32	72
Populus tremula	0.29	+	**0.27**	—
Betula pubescens	0.29	1	0.26	4
Acer platanoides	0.19	—	0.22	+
Alnus incana	0.16	5	0.21	—
Sorbus aucuparia	0.30	+	0.24	+
Vaccinium vitis-idaea	0.20	+	0.17	+
С	0.28		0.26	

ТАБЛИЦА 3

Средняя сопряженность с присутствующими видами (А) и покрытие присутствующих видов (Б) в щучковых березняках

Вид	№ описания			
	4		5	
	А	Б	А	Б
Picea abies	0.21	4	0.19	1
Populus tremula	0.18	+	0.21	2
Betula pubescens	0.25	61	0.27	66
Alnus incana	0.18	2	0.16	+
Salix caprea	0.20	1	0.18	+
Quercus robur	0.15	2	0.18	3
Sorbus aucuparia	0.18	+	0.14	+
Frangula alnus	0.21	10	0.24	3
Chamerion angustifolium	0.03	—	0.09	—
Angelica sylvestris	0.06	+	0.11	+
Agrostis tenuis	0.10	1	0.15	4
Anthoxanthum odoratum	0.10	+	0.09	+
Briza media	0.07	—	0.13	—
Calamagrostis epigeios	0.15	+	**0.17**	—
Campanula patula	0.09	—	0.04	—
Carex pallescens	**0.19**	—	**0.19**	—
C. leporina	0.20	+	0.17	+
Centaurea phrygia	0.15	—	0.13	+
Deschampsia caespitosa	0.23	4	0.26	6
Equisetum sylvaticum	0.14	+	0.09	+
E. pratense	0.14	—	0.11	—
Filipendula ulmaria	**0.19**	—	**0.17**	—
Fragaria vesca	0.24	3	0.19	+
Galium mollugo	0.20	+	0.17	+
G. uliginosum	0.02	—	0.03	+
Hypericum tetrapterum	0.15	+	0.14	+
Luzula pilosa	0.24	+	0.21	+
L. multiflora	**0.20**	—	0.21	+
Melampyrum nemorosum	0.24	2	**0.20**	—
Potentilla erecta	0.16	+	0.14	+
Ranunculus acris	0.09	+	0.11	—
Succisa pratensis	0.11	+	0.10	+
Veronica chamaedrys	**0.20**	—	0.19	+
Cirsium heterophyllum	0.00	—	0.04	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Вид	№ описания			
	4		5	
	А	Б	А	Б
Lysimachia vulgaris	0.17	+	0.15	—
Maianthemum bifolium	0.14	+	**0.17**	—
Ranunculus repens	**0.18**	—	0.14	+
Aegopodium podagraria	0.15	+	0.14	+
Anemone nemorosa	0.15	+	0.19	+
Galeopsis bifida	0.13	+	**0.17**	—
Oxalis acetosella	0.10	+	0.14	—
Poa nemoralis	0.21	+	0.19	+
Rubus idaeus	0.16	+	0.14	—
R. saxatilis	0.18	+	0.19	+
Stellaria nemorum	0.14	+	0.17	+
С	0.16		0.17	

высокой специфичностью условий обитания и более узкими экологическими амплитудами болотных растений, причем у многих видов амплитуды значительно перекрываются. Виды ельников и березняков заметно отличаются по степени сопряженности. Более низкая сопряженность видов щучковых березняков может являться следствием пестроты экологического состава, вызванной как переходным, временным характером данного типа леса, так и достаточно значительным воздействием регулярного выпаса на его структуру. Рассмотренные сообщества ельников и березняков отличаются и по флористической полночленности. Кисличные ельники (табл. 2) оказались в значительной степени флористически полночленными. В описании № 24 только сопряженность *Circaea alpina* с присутствующими видами достигла уровня сопряженности присутствующих видов между собой, а в описании № 68 таких видов оказалось два: *Populus tremula* и *Maianthemum bifolium*. Поэтому данные сообщества можно считать неполночленными по указанным видам.

Высокую степень флористической полночленности кисличных ельников можно объяснить следующим образом. Во-первых, данные сообщества достаточно долго (30—35 лет) не подвергались воздействию человека, или это воздействие носило временный, эпизодический характер и не оказало значительного влияния на состав и строение сообществ, вследствие чего не был нарушен естественный ход их развития и почти все виды, экологические характеристики которых совпадают с условиями в ценозах, смогли в них развиться. Во-вторых, использованный размер пробной площади (20×20 м) достаточно хорошо совпадает с площадью выявления лесного фитоценоза, поэтому полно отражает его флористический состав. В-третьих, остальные вышеперечисленные причины, вызывающие неполночленность, не оказали заметного влияния на формирование видового состава кисличных ельников.

Иная картина наблюдается в щучковых березняках (табл. 3). В описании № 4 у пяти отсутствующих видов (*Carex pallescens*, *Filipendula ulmaria*, *Luzula multiflora*, *Veronica chamaedrys*, *Ranunculus repens*) значения средних сопряженностей с присутствующими видами превышают среднюю сопряженность присутствующих видов между собой. В описании № 5 таких видов шесть (*Calamagrostis epigeios*, *Carex pallescens*, *Filipendula ulmaria*, *Melampyrum nemorosum*, *Maianthemum bifolium*, *Galeopsis bifida*). Экология перечисленных видов такова, что они вполне могли бы существовать в данных сообществах, но отсутствуют, по-видимому, из-за влияния выпаса или в силу каких-то иных обстоятельств, поэтому рассмотренные сообщества щучковых березняков следует считать флористически неполночленными по вышеперечисленным компонентам.

Представляется удобным выразить величину флористической неполночленности (число видов, которые могли бы войти в состав сообщества) в процентах от общего числа видов, присутствующих в сообществе. Предположим, что в сообществе отмечено 100 видов, а исследования показали, что еще 10 видов из имеющегося флористического списка могли бы войти в состав данного ценоза. Неполночленность сообщества будет равняться 10%. Таким образом, процентное выражение неполночленности в рассмотренных сообществах следующее: № 4—15, № 5—20, № 24—4, № 68—7, № 49—18, № 79—0, № 82—0, № 85—0.

Предложенный способ определения флористической неполночленности сообществ может быть использован при решении достаточно широкого круга вопросов. Это вопрос о так называемых нулевых оценках обилия. Неоднократно отмечалось (Lambert, Dale, 1964; Василевич, 1969, 1975; Swan, 1970; Beals, 1973; Самбук, 1980), что при вычислении сходства между фитоценотическими объектами нулевые оценки обилия, имеющие различный экологический смысл, отрицательно влияют на результаты исследования (искажают расстояния между объектами при ординации и являются причиной неправильного отнесения объектов к той или иной группе при выделении классификационных единиц). Выявление флористической неполночленности сообществ позволит заменить нулевые оценки обилия случайно отсутствующих видов количественными показателями, которые могут быть использованы при вычислении сходства.

Настоящее исследование носит предварительный характер, но на основании проведенного анализа можно сделать вывод, что коренные сообщества флористически полночленнее производных. Если в разобранных примерах эти типы достаточно легко различались с самого начала, то в практике геоботанических исследований деление на коренные и производные типы не всегда столь очевидно. По-видимому, установление степени полночленности может быть использовано для решения и этой задачи.

Правомерность применения межвидовых сопряженностей для выявления флористической неполночленности вряд ли может вызвать возражения. Дискуссионным является вопрос об установлении величины коэффициента сопряженности отсутствующего вида с присутствующими, начиная с которой отсутствие вида можно рассматривать как случайное, а сообщество — как флористически неполночленное. Мы использовали средний коэффициент сопряженности присутствующих видов между собой. По-видимому, этот показатель дает несколько заниженное значение неполночленности. Просмотр соответствующих столбцов в табл. 1—3 показывает, что многие из присутствующих видов (в особенности в лесных сообществах) имеют коэффициент сопряженности с остальными присутствующими значительно ниже среднего. Однако при анализе неполночленности болотных сообществ выбранная мера работает достаточно хорошо, что говорит о необходимости дифференцированного подхода при установлении неполночленности различных типов растительных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Боч М. С., Василевич В. И. (1976). Комплексные работы Верхне-Печорской экспедиции на территории заповедника. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 6. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л., Наука. — Василевич В. И. (1975). Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов. Бот. ж., 60, 5. — Василевич В. И. (1980). Эвристико-статистический метод классификации растительности. В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем. Л., Наука. — Работнов Т. А. (1960). О флористической и ценотической полночленности ценозов. ДАН СССР, 130, 3. — Раменский Л. Г. (1924). Основные закономерности растительного покрова. Воронеж. — Самбук С. Г. (1980). Использование мер отрицательного обилия видов для установления степени экологического сходства между сообществами. Бот. ж., 65, 3. — Уиттекер Р. (1980). Сообщества и экосистемы. М., Прогресс. — Beals E. W. (1973). Ordination: mathematical elegance and ecological naivete. J. Ecol., 61, 1. — Cole L. C. (1949). The measurement of interspecific association. Ecology, 30, 4. — Lambert I. M., Dale M. B. (1964). The use of statistic in phytosociology. Adv. Ecol. Res., 2. — Swan I. M. A. (1970). An examination of some ordination problems by use of simulated vegetational data. Ecology, 51, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 III 1981.

УДК 581.1 : 582.982

А. Ф. Титов, С. Н. Дроздов, С. П. Критенко

ИЗУЧЕНИЕ ИНДУЦИРОВАННОЙ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ У *CUCUMIS SATIVUS (CUCURBITACEAE)*

A. F. TITOV, S. N. DROZDOV, S. P. KRITENKO.
THE STUDIES ON THE INDUCED HEAT RESISTANCE IN *CUCUMIS SATIVUS*
(*CUCURBITACEAE*)

Изучены термоадаптивные реакции растений огурца (фаза семядолей) на действие температур от 25 до 51°. Показано, что в этом диапазоне можно выделить интервал температур, вызывающих тепловое закаливание: 28—40° для незакаленных растений и 28—48° для растений, подвергающихся действию постепенно повышающейся температуры. Приводятся данные по влиянию фотопериодических условий и освещенности на процессы теплового закаливания и раззакаливания, а также результаты сравнительной оценки различных режимов закаливания.

Одной из наиболее существенных характеристик любого биологического признака является уровень его изменчивости (Филипченко, 1978). Основные морфологические признаки растений охарактеризованы по этому параметру достаточно полно, в отношении же физиологических показателей такой информации явно не достает, что объясняется трудностями, с которыми сталкивается исследователь при их изучении (отсутствие прямых методов измерения, длительность и трудоемкость анализов и т. д.). Сказанное справедливо и для теплоустойчивости — признака, характеризующего возможности растения к адаптации к повышенной температуре. Установлено, что теплоустойчивость не является константным свойством растения и может изменяться в онтогенезе, под влиянием внешних факторов (в первую очередь температуры), а также варьирует в зависимости от генотипа (Александров, 1963, 1975; Альтергот, 1963; Белик, 1963; Библь, 1965; Langridge, McWilliam, 1967). Следует, однако, указать, что число видов растений, у которых охарактеризована вариабельность уровня теплоустойчивости, невелико. В то же время подобная информация имеет несомненную теоретическую и практическую ценность. В связи с этим мы поставили своей задачей изучить некоторые аспекты индуцированной теплоустойчивости у огурца, являющегося типичным представителем группы теплолюбивых видов.

Материал и методика

Исследовали проростки *Cucumis sativus* L. сорта Алма-Атинский-1. Семена замачивали между двумя слоями фильтровальной бумаги, вертикально вставленной в щели пластмассовых штативов. Штативы помещали в кюветы с 0.5 питательным раствором Кнопа (pH 6.2) и переносили в факторостатные условия: температура воздуха 25°, освещенность 10 клк, фотопериод 14 ч, относительная влажность воздуха ~70%. Через 7 дней проростки переносили в камеры искусственного климата (Дроздов и др., 1977) с температурой 25, 28, 30, 35, 38 или 40° (прочие условия сохраняли неизменными). При изучении потенциальной способности проростков к формированию повышенной теплостойкости их подвергали воздействию постепенно повышающейся от 25 до 51° температуры. Устойчивость определяли с интервалом 3—8 ч; температуру поднимали после того, как два очередных определения устойчивости давали один результат.

Теплоустойчивость оценивали с помощью разработанного для данного вида растений метода (Незговоров, 1978). О ней судили по количеству отжимаемого из семядольных высечек клеточного сока при малом давлении (5.5 кг/см^2). Для этого высечки помещали в микропрессы (Лебедев, 1967) и центрифугировали в течение 20 мин при 1800 об/мин. Половину высечек из каждого варианта перед анализом подвергали прогреву в течение 20 мин при 42° в водном ультратермостате, а другую половину экспонировали такое же время в воде при 25° (контроль). Теплоустойчивость выражали количеством отжимаемого из прогретых высечек сока в процентах от их сырой массы или процентным отношением указанной величины к контролю (контроль — количество отжатого сока из непрогретых высечек в процентах от их сырой массы). Уменьшение количества выделяемого сока свидетельствует о повышении устойчивости к теплу.

Полученные данные обработаны статистически (Урбах, 1964).

Результаты исследования и обсуждение

Исследования показали, что экспозиция 7-дневных проростков в течение 6 суток при 25° не вызывает изменения их теплоустойчивости (рис. 1). Воздействие на проростки температуры в диапазоне 28—40° приводит к увеличению их устойчивости. При этом с повышением температуры до 38° скорость развития и величина закалки возрастают. Достоверный прирост теплоустойчивости обнаруживается через несколько часов, достигая максимума уже в первые сутки. Температура 40° также вызывала подъем устойчивости к теплу в течение первых суток, однако в дальнейшем наблюдалось ее снижение, что, вероятно, связано с недостаточной сбалансированностью между световыми (интенсивность света) и температурными условиями.

В целом эффект тепловой закалки зависел от интенсивности закаливающей температуры. Та же закономерность, как известно, характерна и для холодового закаливания (Туманов, 1940; Levitt, 1972). Однако если холодовое закаливание у многих видов растений требует достаточно длительного времени — дней, недель (Туманов, 1940; Дроздов и др., 1977; Трунова, 1979; Roberts, 1979), то тепловые закалки могут развиваться при существенно более коротких экспозициях (часы) (Библь, 1965; Александров, 1975). Полученные нами результаты также свидетельствуют об этом.

Проведенная серия опытов позволила ранжировать температуры изученного диапазона по влиянию на «первичную» (Александров, 1975) теплоустойчивость. Одновременно с этим она показала, что термоадаптивная реакция проростков зависит и от других внешних факторов, и в частности от света, поэтому для более детального изучения действия светового фактора на формирование теплоустойчивости были проведены две серии экспериментов. В первой рассмотрено влияние на тепловое закаливание освещенности, во второй — длины светового периода.

Опыты показали, что высокая освещенность приводит к нарушению формирования устойчивости к теплу (табл. 1). Ранее мы отмечали этот факт при действии температуры 40° на фоне освещенности 10 клк. В данном опыте закаливание проростков проводили при 37°, поэтому отрицательное влияние на указанный процесс проявлялось при более высокой ($\geqslant$15 клк) интенсивности света. Эти результаты согласуются с данными о негативном влиянии на различные стороны жизнедеятельности растений даже относительно невысоких уровней освещенности на фоне пониженных или повышенных температур. Например, повреждающее действие света на листья растений огурца во время охлаждения в опытах in vivo и in vitro показали И. М. Кислюк (1964а, б, в),

ТАБЛИЦА 1

Влияние освещенности на способность проростков огурца к тепловому закаливанию (37°, 24 ч)

Порядковый номер варианта	Освещенность, клк	Выход клеточного сока после прогрева в течение 20 мин высечек при 42°, % от контроля [1]	Оценка достоверности различий			
			между вариантами	P	между вариантами	P
1	0	105.4±0.4	1—2	>0.05	2—4	<0.05
2	5	104.9±0.4	1—3	>0.05	2—5	<0.01
3	10	105.4±0.3	1—4	<0.05	3—4	<0.05
4	15	109.4±0.3	1—5	<0.01	3—5	<0.01
5	25	111.3±0.3	2—3	>0.05	4—5	<0.05

---

[1] Выход клеточного сока у незакаленных проростков (освещенность 10 клк, температура 25°) 128.2±0.4% от контроля; различия в теплоустойчивости незакаленных и закаленных проростков во всех случаях статистически достоверны ($P \leqslant 0.001$).

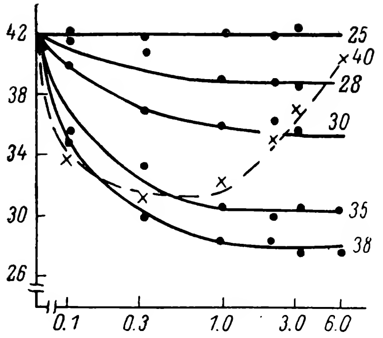


Рис. 1. Влияние температуры на теплоустойчивость проростков *Cucumis sativus*.

На оси ординат — количество отжимаемого клеточного сока после прогрева высечек в течение 20 мин при 42° (в % от сырой массы семядолей); *на оси абсцисс* — продолжительность (сутки) содержания растений при указанных у кривых температурах (°С); шкала логарифмическая.

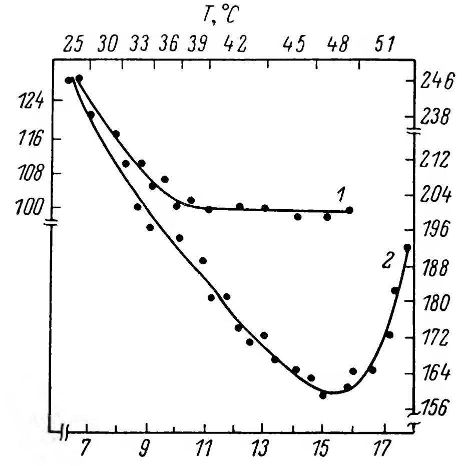


Рис. 2. Влияние постепенного повышения температуры на теплоустойчивость проростков *Cucumis sativus*.

На осях ординат: количество отжимаемого клеточного сока после прогрева высечек в течение 20 мин при 42 (*1*, левая ось) и 53° (*2*, правая ось) (в % от контроля); *на оси абсцисс* — продолжительность (сутки) содержания растений при температурах (° С), указанных сверху.

И. М. Кислюк, М. Д. Васьковский (1972), Ph. Hasselt (1973, 1974, 1976), Ph. Hasselt, J. Strikwerda (1976), Т. В. Акимова, Э. Г. Попов (1978). Сведений о действии света на этот вид растения на фоне повышенных температур значительно меньше. В обзоре А. Г. Ломагина (1969) приводятся, в частности, лишь данные о том, что при 8 клк и более высокой интенсивности света в прогретых листьях огурца происходит деструкция хлорофилла, в то время как при 4 клк и ниже повреждение листьев не сопровождается их фотовыцветанием. В наших опытах содержание зеленых пигментов не изучалось. Однако по снижению способности проростков огурца к тепловому закаливанию при освещенности выше 10 клк можно судить о том, что для нормального хода закаливания требуется сбалансированность между количеством света и функциональными возможностями тканей листа к его «усвоению». Последние же, судя по фотосинтетической активности листьев огурца в условиях закаливающих температур, заметно снижаются (Акимова, Попов, 1978).

В связи с тем, что при постановке многодневных опытов возникает вопрос о влиянии на теплостойкость фотопериодических условий, мы во второй серии опытов попытались оценить роль длины светового периода в формировании терморезистентности. Учитывая, однако, что рост устойчивости проростков практически заканчивается в течение первых суток (рис. 1), необходимо было трансформировать постановку эксперимента. С этой целью мы закаливали растения при температуре 35° в течение 6 суток, а затем помещали их при 25° и в течение следующих 6 суток контролировали раззакаливание — процесс, обратный формированию устойчивости. Результаты этого двухфакторного эксперимента показывают, что сдвиги в теплоустойчивости обусловлены главным образом действием временного фактора (табл. 2). Различия в устойчивости, связанные с фотопериодическими условиями, в большинстве случаев несущественны. Небольшая разница в теплоустойчивости проростков, закаливаемых и раззакаливаемых при 8- и 14-часовых фотопериодах, оказалась статистически недостоверной. Достоверные изменения в устойчивости появляются при круглосуточном освещении, однако они невелики и, как правило, не сопоставимы с теми, которые связаны с действием временно́го фактора. Об этом же свидетельствуют и результаты дисперсионного анализа. Оказалось, что величины силы влияния фотопериода, времени и их взаимодействия на признак «теплоустойчивость» (в процессе раззакаливания) составили соответственно 0.08 ($P \leqslant 0{,}05$), 0.79 ($P \leqslant 0{,}05$) и 0,12 ($P \leqslant 0{,}05$).

ТАБЛИЦА 2

Влияние фотопериодических условий на уровень теплоустойчивости проростков огурца, выдержанных при 35° (закаливание) и 25° (раззакаливание)

Экспозиция, сутки	Выход клеточного сока после прогрева в течение 20 мин высечек при 42°, % от контроля [1]			Экспозиция, сутки	Выход клеточного сока после прогрева в течение 20 мин высечек при 42°, % от контроля [1]		
	фотопериод				фотопериод		
	8-часовой	14-часовой	24-часовой		8-часовой	14-часовой	24-часовой
	Закаливание				Раззакаливание		
1	106.3±0.3	105.2±0.6	109.0±0.5	1	109.4±0.4	110.9±0.7	107.3±0.1
2	106.2±0.4	106.9±0.7	107.3±0.4	2	116.5±0.3	116.6±0.3	117.0±0.5
3	106.3±0.5	106.9±0.6	107.3±0.2	3	116.9±0.4	116.6±0.2	123.7±0.5
4	105.9±0.5	104.9±0.5	108.5±0.5	4	119.4±0.5	118.3±0.2	123.0±0.5
5	105.3±0.5	106.2±0.4	107.3±0.4	5	124.2±0.4	119.3±0.2	125.8±0.4
6	105.8±0.4	106.2±0.7	107.5±0.5	6	126.8±0.5	119.55±0.3	128.4±0.5

[1] Выход клеточного сока у проростков, выращенных в условиях 8-, 14- и 24-часового фотопериодов и прогретых в течение 20 мин при 42°, составил соответственно 127.2±0.2, 128.4±0.5 и 128.1±0.4% от контроля.

Отметим, что в целом процесс раззакаливания требовал больше времени, чем закаливание. Сходные данные приводят K. Santarius и M. Möller (1979). Ощутимые сдвиги в теплоустойчивости закаливаемых растений шпината они наблюдали уже через 4—6 ч, в то время как раззакаливание занимало 1—2 дня. Так как характер протекания процессов закаливания и раззакаливания проростков огурца в различных фотопериодических условиях практически один и тот же, в дальнейших опытах мы использовали только 14-часовой фотопериод.

В следующей серии экспериментов была определена максимальная возможность растений огурца к закаливанию. Для этого контролировали изменение теплоустойчивости проростков под действием постепенно нарастающей температуры, начиная с 25° (рис. 2). Как и в предыдущих опытах, температура 25° не вызывала сдвига устойчивости к теплу. При температуре 30° уже через 7 ч происходило небольшое, но статистически достоверное увеличение теплоустойчивости (на 8% по сравнению с исходным уровнем). Повышение температуры до 33° также индуцировало ее рост (на 14%), но более заметный подъем отмечен при 36°: на 22% при 4-часовой и на 24% при суточной экспозиции. Дальнейшее увеличение температуры воздуха до 39° уже через 4 ч приводило к максимальному подъему устойчивости проростков, которую можно регистрировать при рекомендуемой (Незговоров, 1978) температуре (42°) прогрева высечек. Поэтому в случае увеличения (более 4 ч) экспозиции при 39°, а также при дальнейшем повышении температуры мы прогревали высечки при 53°. Устойчивость (к прогреву при 53°) проростков, подвергнутых воздействию постепенно повышающейся (от 30 до 39°) температуры, превысила на 47% устойчивость незакаленных проростков. Повышение температуры до 42° индуцировало 60%-й прирост теплоустойчивости за сутки. Дальнейший ее подъем отмечен лишь после суточной экспозиции при 45° (на 85%), а затем при 48° (на 90%). Температура 51° вызывала снижение устойчивости, особенно заметное через одни (72%) и двое (63%) суток.

Необходимо отметить, что общий характер изменения устойчивости при ступенчатом тепловом закаливании аналогичен тому, который наблюдается при постепенном понижении температуры (Дроздов и др., 1977). Разница заключается лишь во времени, которое требуется для формирования уровня устойчивости, позволяющего сделать очередной «температурный шаг». Если для достижения максимальной устойчивости проростков в ответ на повышение температуры требовалось 15 дней, то максимальное увеличение холодоустойчивости под действием пониженных температур происходило за 30 дней (Дроздов и др., 1981).

С целью более детального изучения зависимости глубины закалки от интенсивности и продолжительности действия температурного фактора у незакаленных проростков нами было проведено сравнительное изучение нескольких режимов закаливания. Как и в первой серии опытов (табл. 1), оказалось, что к наибольшему подъему теплоустойчивости приводили температурные режимы, включающие 38°, причем эффективность закаливания проростков огурца при любой конкретной температуре в пределах 1—2-суточной экспозиции была пропорциональна времени, а при разных экспозициях тем выше, чем более высокая закаливающая температура использовалась (табл. 3). Аналогичные данные можно найти в работах, выполненных на других растительных объектах (Библь, 1965; Александров, 1975). Следует, однако, указать, что ступенчатое повышение температуры оказалось неэффективным. Уровень достигаемой при двухступенчатом закаливании теплостойкости определялся главным образом действием более высокой температуры (вторая «температурная ступень») и длительностью экспозиции. Напротив, постепенное ступенчатое повышение температуры оказывается необходимым и эффективным приемом при переходе в зону повреждающих температур, когда благодаря ему удается сдвинуть границу между зонами закаливания и повреждения и расширить тем самым зону закаливания (рис. 2). В нашем случае величина такого сдвига составила около 8°: с 40 при действии температуры на предварительно незакаленные проростки до 48 при постепенном повышении температуры. Интересно, что величина подобного сдвига в области пониженных температур значительно меньше и составляет у огурца около 3° (Дроздов и др., 1981). Такие различия связаны, на наш взгляд, с биологическими особенностями данного вида, который формировался в тропиках (Филов, 1967).

ТАБЛИЦА 3

Сравнительная оценка режимов теплового закаливания проростков огурца[1]

Порядковый номер варианта	Вариант	Выход клеточного сока после прогрева в течение 20 мин высечек при 42°, % от контроля	Оценка достоверности различий							
			между вариантами	P	между вариантами	P	между вариантами	P	между вариантами	P
1	35°, 12 ч	112.0 ±0.5	1—2	<0.05	2—4	>0.05	3—7	<0.01	5—8	>0.05
2	35°, 24 ч	108.5 ±0.3	1—3	<0.05	2—5	<0.05	3—8	<0.05	6—7	>0.05
3	38°, 12 ч	109.4 ±0.4	1—4	<0.05	2—6	<0.05	4—5	<0.05	6—8	>0.05
4	35°, 12 ч+ +38°, 12 ч	109.2 ±0.4	1—5	<0.05	2—7	<0.05	4—6	<0.05	7—8	>0.05
5	35°, 24 ч+ 38°, 12 ч	106.1 ±0.2	1—6	<0.01	2—8	<0.001	4—7	<0.01		
6	38°, 24 ч	104.3 ±0.4	1—7	<0.01	3—4	>0.05	4—8	<0.05		
7	35°, 12 ч+ +38°, 24 ч	103.6 ±0.2	1—8	<0.01	3—5	<0.05	5—6	>0.05		
8	35°, 24 ч+ +38°, 24 ч	104.2 ±0.4	2—3	>0.05	3—6	<0.05	5—7	<0.05		

---

[1] Выход клеточного сока у незакаленных проростков 130.9±0.6% от контроля; различия в теплоустойчивости незакаленных и закаленных проростков во всех случаях статистически достоверны ($P \leqslant 0.001$).

Таким образом, изучение различных аспектов индуцированной теплоустойчивости растений огурца позволило установить размах изменчивости данного признака и выделить диапазон температур, индуцирующих закалку проростков огурца: 28—40° для незакаленных растений и 28—48° для растений, подвергающихся действию постепенно повышающейся температуры. Сопоставление полученного фактического материала с литературными данными дает основание считать, что отмеченные выше закономерности в реакции проростков огурца на действие повышенных температур присущи многим, если не всем видам высших растений. Их способность повышать уровень «первичной» терморезистентности (закаливание) в условиях экстремальных температур является эволюционным приобретением. Оно не только компенсирует утрату способности к «температурной настройке» (Александров, 1975), но, что более важно, увеличивает адаптивный потенциал растений. Последнее позволяет им полнее использовать старые и завоевывать новые экологические ниши, расширяя границы своих ареалов.

ЛИТЕРАТУРА

Акимова Т. В., Попов Э. Г. (1978). Влияние температуры на фотосинтез и дыхание растений огурца. В кн.: Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, 16. — Александров В. Я. (1975). Клетки, макромолекулы и температура. Л., Наука. — Альтергот В. Ф. (1963). Действие повышенных температур на растения. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Белик В. Ф. (1963). Влияние закалки семян переменными температурами на физиологические особенности и холодостойкость огурцов. Физиол. раст., 10, 3. — Библь Р. (1965). Цитологические основы экологии растений. М., Мир. — Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будыкина Н. П., Курец В. К. (1977). Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам. Л., Наука. — Дроздов С. Н., Титов А. Ф., Балагурова Н. И., Критенко С. П. (1981). О терморезистентности проростков огурца и градации температурной шкалы. Физиол. раст., 28, 6. — Кислюк И. М. (1964а). Влияние света на повреждение листьев *Cucumis sativus* L. во время охлаждения. ДАН СССР, 158, 6. — Кислюк И. М. (1964б). Исследование повреждающего действия охлаждения на клетки листьев растений, чувствительных к холоду. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.; Л., Наука. — Кислюк И. М. (1964в). Функциональные и структурные изменения в клетках листьев теплолюбивых растений при действии низких положительных температур на свету и в темноте. Биофизика, 9, 4. — Кислюк И. М., Васьковский М. Д. (1972). Влияние охлаждения листьев огурца на фотосинтез и фотохимические реакции. Физиол. раст., 19, 4. — Лебедев Г. В. (1967). Регистрирующая прессцентрифуга для фракционного выделения воды и водорастворимых веществ из растительных и животных тканей. Физиол. раст., 14, 3. — Ломагин А. Г. (1969). Влияние света на устойчивость растительных клеток к повреждению. Усп. совр. биол., 67, 1. — Незговоров Л. А. (1978). Оценка степени повреждения листьев высокими температурами по количеству отжимаемого из них клеточного сока. Физиол. раст., 25, 6. — Трунова Т. И. (1979). Физиология закаливания озимых злаков к морозу низкими положительными температурами. Автореф. докт. дис. М. — Туманов И. И. (1940). Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Л., Сельхозгиз. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. М., Наука. — Филипченко Ю. А. (1978). Изменчивость и методы ее изучения. М., Наука. — Филов А. И. (1967). Происхождение огурца (*Cucumis sativus* L.) и его экологическая эволюция. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 66. — Hasselt Ph. R. van. (1973). Photo-oxidative damage to triphenyltetrazolium chloride (TTC) reducing capacity of cucumis leaf discs during chilling. Acta Bot. Neerl., 22, 5. — Hasselt Ph. R. van. (1974). Photo-oxidative damage to the ultrastructure of cucumis chloroplasts during chilling. Proc. Kon. Ned. Wetensch., C77, 1. — Hasselt Ph. R. van. (1976). Protection of cucumis leaf pigments against photo-oxidative degradation during chilling. Acta Bot. Neerl., 25, 1. — Hasselt Ph. R. van, Strikwerda J. T. (1976). Pigment degradation in discs of the thermophilis *Cucumis sativus* as affected by light, temperature, sugar application and inhibitors. Physiol. Plant., 37, 2. — Langridge J., McWilliam J. R. (1967). Heat responses of higher plants. In: Thermobiology. London—New York, Acad. Press. — Levitt J. (1972). Responses of plants to environmental stresses. New York—London, Acad. Press. — Roberts D. W. A. (1979). Duration of hardening and cold hardiness in winter wheat. Canad. J. Bot., 57, 14. — Santarius K. A., Möller M. (1979). Investigations of resistance of spinach leaves. Planta, 146, 5.

Институт
Карельского филиала АН СССР
Петрозаводск.

Получено 29 IV 1980.

УДК 581.9 (470.41)

С. Я. Файзуллина

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ТАТАРСКОГО ПРЕДВОЛЖЬЯ СО ВРЕМЕНИ ИССЛЕДОВАНИЙ С. И. КОРЖИНСКОГО

S. Ya. FAIZULLINA. DYNAMICS OF THE VEGETATIONAL COVER OF TATAR PREDVOLZHYE AFTER THE WORKS BY ACADEMICIAN S. I. KORZHINSKY

В 1967, 1971 и 1979 гг. повторен маршрут С. И. Коржинского в пределах Татарского Предволжья. Установлены остепнение растительного покрова лесной зоны и почти полное уничтожение степных участков в лесостепи. Отмечено сохранение двух интересных ботанических памятников природы: участка «горного сосняка» в смысле Д. И. Литвинова (1891) и степного холма «Красная горка» — объекта классических исследований С. И. Коржинского.

Татарское Предволжье — это небольшая часть Татарской АССР, ограниченная на севере и востоке р. Волгой. Согласно «Геоботаническому районированию СССР» (1947), его территория относится к Приволжскому округу европейской широколиственной области.

Фундаментальной работой по изучению растительного покрова данного района является известный труд академика С. И. Коржинского «Северная граница черноземно-степной области в ботанико-географическом и почвенном отношении» (1888, 1891). Эта монография написана на основе материалов, собранных им в 1884—1885 гг. во время маршрутных исследований растительности бывшей Казанской губернии. В пределах современного Татарского Предволжья С. И. Коржинский совершил три маршрута: два — по водоразделу между реками Волгой и Свиягой через селения Верхний Услон—Теньки—Сюкеево—Тетюши и Верхний Услон—Бурундуки—Шонгуты—Тетюши и третий — в широтном направлении, пересекая Волго-Свияжский водораздел от г. Тетюши до г. Буинска и с. Турминское, расположенного на склоне долины р. Б. Кубни, притока р. Свияги (рис. 1).

Уже в то время Коржинский отметил большую распаханность земель и незначительную облесенность территории. Так, в Тетюшском уезде леса занимали около 11% всей территории.

Леса, обнаруженные Коржинским на водоразделах, представляли собой небольшие по площади дубравы с липой, кленом, ясенем, ильмом. В двух пунктах на флювиогляциальных песках по долинам рек Карла и Б. Кубни (на границе Буинского и Тетюшского уездов по р. Карла и возле с. Турминское по р. Кубни) он описал сосновые боры с типичной для них флорой.

Пытаясь решить вопрос о северной границе распространения черноземов и происхождении степной растительности, Коржинский придавал большое значение нахождению степных видов растений. Для ряда пунктов он приводит списки растений, обнаруженных им на склонах, по межам и в оврагах. Мы проанализировали сводный список видов, отмеченных Коржинским, по их принадлежности к эколого-фитоценотическим и экологическим типам по Т. И. Исаченко и Е. И. Рачковской (1961), А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1966) с уче-

Соотношение видового состава эколого-фитоценотических и экологических типов растений (в %) для Татарского Предволжья (по С. И. Коржинскому и автору)

Экотипы по отношению к воде	Годы наблюдений		Экофитоценотипы	Годы наблюдений	
	1884	1967		1884	1967
Эвмезофиты	5.2	8.94	Лесные	6.63	4.38
Эвримезофиты	23.8	32.65	Лесо-луговые	16.39	8.36
Ксеромезофиты	41.3	32.65	Луговые	21.67	38.29
Мезоксерофиты	14.9	13.6	Степно-луговые	12.77	11.17
Эвксерофиты	2.6	4.	Лугово-степные	23.47	20.6
Эвриксерофиты	12.2	8.16	Степные	19.07	17.2

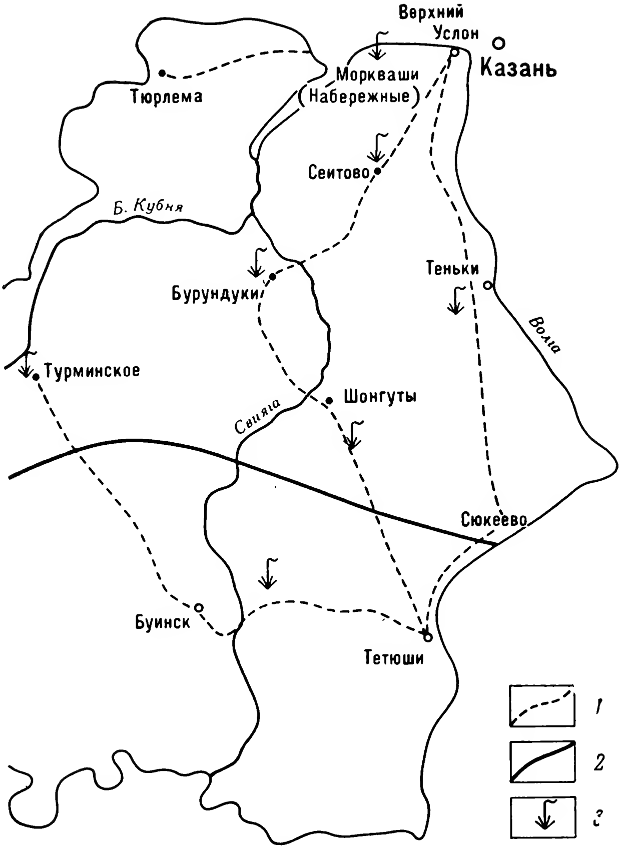


Рис. 1. Маршрут С. И. Коржинского в пределах Татарского Предволжья (1884—1885).

1 — маршруты С. И. Коржинского; 2 — северная граница черноземно-степной области; 3 — участки ковыльных степей, описанные автором.

том географических и экологических ареалов растений. Всего он отметил 113 видов, среди которых преобладали лугово-степные ксеромезофиты (см. таблицу).

Из немногих описаний степной растительности Коржинского в Татарском Предволжье наибольший интерес представляют описания склонов возле деревни Моркваши (Набережные), по правому берегу Волги близ Казани. Здесь в 3 километрах от деревни на холме «Красная горка» и на соседних крутых склонах ручья Кликовки Коржинский отмечал заросли степных кустарников: *Cerasus fruticosa*, *Genista tinctoria*, *Prunus stepposa*, *Cotoneaster melanocarpus*, среди которых росли степные злаки *Stipa pennata*, *Phleum phleoides*, бобовые — *Medicago falcata*, *Oxytropis pilosa*, представители разнотравья — *Adonis vernalis*, *Arenaria longifolia*, *Asparagus officinalis*, *Aster amellus*, *Camelina microcarpa*, *Centaurea ruthenica*, *Echinops ritro*, *Erysimum strictum*, *Lavatera thuringiaca*, *Scorzonera purpurea* и др.

Согласно историческим материалам, в прошлом северная часть Татарского Предволжья была сплошь покрыта лесами. Остепнение южных склонов в лесной зоне Коржинский объяснял своеобразием их гидротермического режима: сухостью воздуха и нагреванием почвы. На таких специфических элементах рельефа проявляется нарушение зональности, которое выражается в развитии экстразональных степных сообществ.

В 1967, 1971 и 1979 гг. мы повторили маршрут Коржинского на территории Татарского Предволжья. Нашей целью было выяснение антропогенной динамики степной растительности за период после работ Коржинского и выявление ценозов, перспективных для охраны, реконструкции и рационального использования. При повторении маршрута оказалось сложным установить точное местонахождение описанных им степных сообществ. Во избежание погрешностей мы тщательно обследовали окрестности всех пунктов, отмеченных Коржинским, и

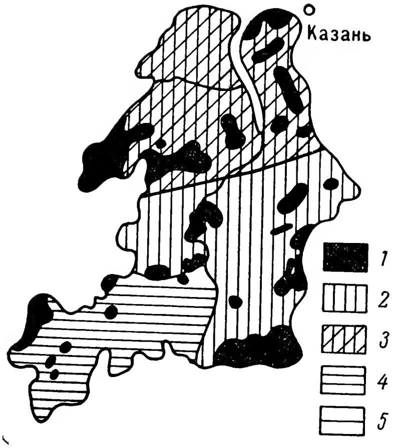


Рис. 2. Современное распределение лесов в Татарском Предволжье (по: Порфирьев, 1975).

1 — участки современных лесов; *2* — сельскохозяйственные земли на месте широколиственных лесов; *3* — области остепнения территории лесной зоны в результате антропогенного воздействия; *4* — луговые степи, остепненные луга и сельскохозяйственные земли на их месте; *5* — южная граница распространения ели.

составили полные геоботанические описания лугово-степной растительности с указанием флористического состава, обилия, ярусности, проективного покрытия с помощью сетки Раменского, встречаемости; были описаны почвенные разрезы или прикопки.

Широколиственные леса, обследованные Коржинским на водоразделах, и сосняки на флювиогляциальных песках сохранились, хотя площади этих лесов за прошедшие годы значительно уменьшились (рис. 2). Поскольку Коржинский отмечал некоторое остепнение восточных дубрав Татарского Предволжья, мы исследовали лесную растительность восточной части на территории Волго-Свияжского водораздела. Здесь нами описаны следующие ассоциации:

1. Липо-дубняк снытево-волосистоосоковый — Tilieto—Quercetum aegopodioso—pilosae caricosum на плато с темно-серыми почвами;
2. Липо-дубняк снытевый — Tilieto—Quercetum aegopodiosum на плато с серыми почвами;
3. Дубняк снытевый — Quercetum aegopodiosum с участием *Mercurialis perennis* на склонах с дерново-карбонатными почвами;
4. Дубняк пролесниково-снытевый — Quercetum mercurialioso-aegopodiosum на склонах с серыми лесными почвами;
5. Кленовник волосистоосоково-ландышевый — Aceretum pilosae caricoso—convallariosum на пермских отложениях с дерново-карбонатными почвами;
6. Липняк снытево-ландышевый — Tilietum aegopodioso—convallariosum в пойме с черноземовидными почвами;
7. Липняк ландышевый — Tilietum convallariosum в пойме с черноземовидными почвами.

Ценной оказалась находка небольшого по площади (0.3 га) «горного сосняка» в смысле Литвинова (1891) на склоне с дерново-карбонатными почвами в живописном уголке на правобережье р. Свияги (Файзуллина, 1977). Он утвержден Советом Министров ТАССР ботаническим памятником природы республики. Этот сосняк напоминает сосновые боры, описанные Литвиновым на меловых горах европейской части России. Литвинов предполагал, что сосновые леса наряду с другими хвойными сообществами тайги сформировались в горных условиях и нахождение их в современную эпоху на равнине — вторичное явление. Горные боры на мелу он считал реликтовыми. Работа Литвинова вызвала большой интерес к меловым соснякам у флористов и геоботаников (Талиев, 1896, 1897; Козо-Полянский, 1931; Яковлев, 1950; Мильков, 1953, 1959; Семенова-Тян-Шанская, 1956, 1957; Благовещенский, 1962, 1971).

Ф. Н. Мильков, признавая древность меловых боров, считает их послеледниковыми реликтами. По мнению Коржинского (1888), в прошлом горные боры в европейской части страны имели более широкое распространение. С ним солидарен Л. П. Рысин (1975 : 65): «Ранее таких сосняков было значительно больше, но в результате длительной и интенсивной хозяйственной деятельности человека площадь, занимаемая ими, резко сократилась, и сейчас они близки к полному исчезновению».

В Татарском Предволжье под угрозой уничтожения находятся также степные участки, в том числе и описанная Коржинским степная растительность холма «Красная горка» в Морквашах (Набережных). Здесь нами встречены сообщества Echinops ritro—Libonotis intermedia—Salvia verticillata, Echinops ritro—Stipa pennata—Carex pediformis, небольшие заросли степных кустарников *Cerasus fruticosa* и *Genista tinctoria*.

Из видов, отмеченных Коржинским, сохранились *Aster amellus*, *Echinops ritro*, *Scabiosa ochroleuca*, *Stipa pennata*, *Phleum phleoides*, *Medicago romanica*, *Adonis vernalis*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Centaurea ruthenica*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Gentiana cruciata*, *Hypericum elegans*, *Libanotis intermedia*, *Potentilla recta*, *Salvia verticillata*.

В то же время появились «новые» виды растений, которые вряд ли мог пропустить С. И. Коржинский: *Antennaria dioica*, *Anthemis tinctoria*, *Carlina biebersteinii*, *Filipendula hexapetala*, мох — *Thuidium abietinum*.

Площадь памятника небольшая — около 3 га. Склоны довольно крутые, почвы маломощные, поэтому для земледелия он непригоден. В качестве выгона он тоже не может служить по двум причинам: во-первых, фон создают малопоедаемые или непоедаемые вредные для скота растения, во-вторых, неумеренная пастьба скота может привести к дальнейшему развитию эрозии. Материалы, подготовленные нами по растительности холма «Красная горка», переданы на кафедру охраны природы и экологии Казанского государственного университета, где составляется сводный список памятников природы ТАССР для утверждения Советом Министров республики.

Действительная охрана этого памятника позволит создать замечательный объект для экскурсий студентов с целью ознакомления их с явлением экстразональности и результатом воздействия самого мощного экологического фактора — хозяйственной деятельности человека. Коржинский первым обратил внимание на необходимость различать в современном растительном покрове следствия двух процессов: естественноисторического и влияния культуры. Нахождение степной растительности на холме «Красная горка» — наглядный пример второго процесса.

Сопоставляя материалы наших исследований с данными Коржинского, мы удивляемся переменам, происшедшим в растительном покрове. Коржинский, специально изучавший северную границу черноземно-степной области и придававший большое значение нахождению степных растений, обнаружил всего один участок ковыльной степи и нигде не отметил широко распространенных в настоящее время степных (*Festuca valesiaca*) и лугово-степных (*Poa angustifolia*) злаков. Интересно, что в списках Коржинского зарегистрировано всего 5 видов злаков: *Festuca ovina*, *Stipa pennata*, *Calamagrostis epigeios*, *Phleum phleoides*, *Bromopsis inermis*.

В. Д. Авдеев (1953) для Западного Закамья объясняет этот факт или неточностью описаний Коржинского, который мог не заметить злаки среди пышного разнотравья, или тем, что злаки заняли господствующее положение в растительном покрове степных склонов лесной зоны в течение прошедших с тех пор лет.

Наши работы показали, что после исследований Коржинского в растительном покрове Татарского Предволжья степные виды получили настолько широкое распространение, что возникли степные сообщества, эдификаторами [1] в которых являются плотнодерновинные степные злаки: *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, среди соэдификаторов — виды различных эколого-фитоценотических групп: лугово-степные (*Poa angustifolia*, *Carex praecox*), лесо-луговые (*Calamagrostis epigeios*), степно-луговые (*Bromopsis riparia*), луговые (*Bromopsis inermis*), степные (*Koeleria cristata*). На наш взгляд, некоторые из них являются зарождающимися эдификаторами степей (*Koeleria cristata*, *Bromopsis riparia*, *Calamagrostis epigeios*), другие — угасающими эдификаторами остепненных лугов (*Poa angustifolia*, *Carex praecox*, *Bromopsis inermis*). В роли ассектаторов I ранга нами отмечены *Astragalus cicer*, *Medicago romanica*, *Achillea millefolium*, *Potentilla argentea*, *Pimpinella saxifraga*, *Artemisia austriaca*, *Galium verum*, *Plantago media*, *Taraxacum officinale*, мох *Thuidium abietinum*.

В сводном списке современных луговых степей Татарского Предволжья насчитывается 147 видов, преобладают луговые эвримезофиты и ксеромезофиты (см. таблицу). Увеличение числа эвримезофитов по сравнению со списком Коржинского неудивительно. Дело в том, что, составляя списки только степных растений, он искал степные сообщества и луговые виды мог просто не включать в свои описания.

---

[1] Фитоценотипы выделены по Л. И. Номоконову (1958).

Встреченные нами остепненные луга и луговые степи занимают места, не пригодные для распашки: склоны и бровки оврагов, опушки лесов на склонах, молодые посадки леса. Наибольшее распространение имеют узколистномятликовые остепненные луга, а также разнотравно-перистоковыльные, разнотравно-типчаково-перистоковыльные, разнотравно-типчаковые и полынково-типчаковые луговые степи.

Примечательно, что в настоящее время ковыльные степи характерны для северной части Татарского Предволжья, находящейся в лесной зоне. О существовании в прошлом Буинских [2] ковыльных степей, отмеченных М. Н. Богдановым, можно слышать сейчас лишь в преданиях. Богданов (1871 : 27) указывал: «черноземные ковыльные степи начинаются на границе Казанской и Симбирской губернии с появлением юрских отложений». В годы работ Коржинского ковыльные степи встречались редко. Это он подчеркивает в своем отчете об исследованиях в Симбирской губернии: «ковыльных степей в пределах Симбирской губернии я не видел, но в южной ее части я наблюдал местами некоторое подобие типчаковых степей (*Festuca ovina*), которые представляют значительную аналогию с ковыльными» (Коржинский, 1891 : 23). Видимо, в то время здесь были распространены разнотравные луговые степи, заходившие и в пределы Казанской губернии: «северная окраина степной области представляет собой луговую степь, в которой ковыль играет подчиненную роль или даже отсутствует» (Коржинский, 1891 : 6).

Ковыльные степи лесостепной зоны почти исчезли из-за распашки земель, и в настоящее время представляют большую редкость. Разнотравно-типчаковые и полынково-типчаковые степи встречаются и в лесной, и в лесостепной зонах Татарского Предволжья. Это объясняется широкой экологической амплитудой эдификатора типчака *Festuca valesiaca*, который в течение последнего столетия расширил свой ареал, заняв территории ковыльных степей и остепненных лугов (Быков, 1962).

Распространению степных сообществ в условиях эрозионного ландшафта некогда облесенной территории благоприятствовали выпас и общие изменения климата. Климадиаграммы, построенные нами для г. Казани и г. Буинска на основании многолетних среднемесячных данных, а также по данным 1882—1884 гг., свидетельствуют о более мягких погодных условиях в годы работ Коржинского.

На современных климадиаграммах четко выражен засушливый период в весенние месяцы, что типично для степных условий. Вряд ли это можно расценивать как выражение циклических колебаний климата в Татарском Предволжье. Повышение среднегодовой температуры, наблюдаемое за последние 125 лет, по Н. В. Колобову (1962), имеет общефизический характер.

На основании проведенных исследований можно сделать следующие заключения.

Интенсивная хозяйственная деятельность человека привела почти к полному уничтожению участков степной растительности в лесостепи и вызвала остепнение лесной зоны.

Установленные изменения в растительном покрове заставляют поднять вопрос об охране своеобразных участков растительности, при этом выделение памятников природы может послужить лишь первым шагом в этом направлении. На территории Татарского Предволжья в ближайшее время необходимо осуществление таких мероприятий, как облесение обнажений и мелиоративные работы по поверхностному улучшению остепненных лугов и луговых степей.

ЛИТЕРАТУРА

Авдеев В. Д. (1953). К вопросу о происхождении и характере степной растительности Западного Закамья. Докт. дис. М. — Благовещенский В. В. (1962). К истории сосновых лесов на Приволжской возвышенности. Бот. ж., 47, 2. — Благовещенский В. В. (1971). Лесная растительность центральной части Приволжской возвышенности. Автореф. докт. дис. Пермь. — Богданов М. Н. (1871). Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги. (Биогеографические материалы). Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив. — Быков Б. А. (1962). Доминанты растительного покрова Советского Союза, 2. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Геоботаническое

---

[2] В прошлом Буинский уезд относился к Симбирской губернии.

районирование СССР. (1947). М.; Л., Изд. АН СССР. — Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. (1961). Основные типы степей Северного Казахстана. В кн.: Растительность степей Северного Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 13. — Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. Очерк из истории горных боров на степной равнине Центрально-Черноземной области. М., Учпедгиз. — Колобов Н. В. (1962). Климатические условия ТАССР и их использование в сельском хозяйстве. Казань, Изд. Казанск. гос. унив. — Коржинский С. И. (1888, 1891). Северная граница черноземно-степной области в ботанико-географическом и почвенном отношении, 1, 2. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., 18, 5; 22, 6. — Литвинов Д. И. (1891). Геоботанические заметки о флоре Европейской России. Бюл. МОИП, нов. сер., 4. — Мильков Ф. Н. (1953). Среднее Поволжье. Физико-географическое описание. М., Изд. АН СССР. — Мильков Ф. Н. (1959). Загадка меловых боров. М. — Номоконов Л. И. (1958). Луговые фитоценотипы Енисейской поймы и способы их выделения. Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., 7. — Порфирьев В. С. (1975). Вопросы изучения и охраны лесного растительного покрова Татарской АССР и сопредельных территорий. В кн.: Охрана природы и биогеоценология. Казань, Изд. Казанск. гос. унив. — Рысин Л. П. (1975). Сосновые леса европейской части СССР. М., Наука. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1956). Сосновые леса. В кн.: Растительный покров СССР, 1. М.; Л., Наука. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1957). Материалы к распределению сосновых лесов Приволжья. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 11. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1966). Динамика степной растительности. М.; Л., Наука. — Талиев В. И. (1896). Меловые боры Донецкого и Волжского бассейнов. Тр. Общ. испыт. природы при Харьков. унив., 29. — Талиев В. И. (1897). К вопросу о реликтовой растительности ледникового периода. Тр. Общ. испыт. природы при Харьков. унив., 31. — Файзуллина С. Я. (1977). Горный сосняк. В кн.: Памятники природы Татарии. Казань, Изд. Казанск. гос. унив. — Яковлев Ф. С. (1950). Сосновые леса на песчано-каменистых и меловых почвах Приволжской возвышенности. Бот. ж., 35, 3.

Марийский государственный университет,
Йошкар-Ола.

Получено 8 IV 1980.

УДК 561.26 : 551 (497.2)

Д. Н. Темнискова-Топалова, Т. Ф. Козыренко

О ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЯХ ЧОКРАКСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ВОСТОЧНОГО ПАРАТЕТИСА (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ БОЛГАРИЯ)

D. N. TEMNISKOVA-TOPALOVA, T. F. KOZYRENKO.
ON THE DIATOMS OF THE CHOCRAC SEDIMENTS OF THE WESTERN PART
OF THE EASTERN PARATETHIS (NORTH-EASTERN BULGARIA)

Исследована диатомовая флора в двух образцах керна из чокракских отложений северо-восточной Болгарии. Флора представлена преимущественно центрическими формами из родов *Melosira*, *Actinocyclus*, *Coscinodiscus*. Установлены экологические особенности флоры, проведено ее сравнение с ранне- и среднемиоценовыми комплексами Центральной Европы. Дано подробное описание двух форм неустановленного таксономического ранга.

До последних лет о миоценовых диатомовых водорослях Болгарии имелись весьма немногочисленные сведения, ограниченные описанием единичных видов из неогеновых отложений близ г. Балчик (Brightwell, 1859; Grunow, 1862, 1886; Schmidt, 1874—1959; Cleve, 1894—1895; Pantocsek, 1903—1905; Ross, 1963). Лишь в последние годы начались детальные исследования сарматских диатомей (Mihályné, 1976; Темнискова-Топалова, Малинкова, 1979).

В настоящей работе изложены результаты изучения диатомовой флоры в двух образцах из чокракских отложений северо-восточной Болгарии; это первая находка среднемиоценовых диатомей на территории Болгарии. Образцы керна получены из скважины, расположенной в окрестностях г. Балчик в 30 км от г. Варна. Скважина является опорной для стратиграфических исследований по проекту № 25 Международной корреляционной программы ЮНЕСКО «Стратиграфическая корреляция неогена Тетиса и Паратетиса». Скважина вскрывает 300-метровую толщу осадочных пород, в которой, по данным микро- и макрофауны, установлены отложения чокракского, караганского, конкского и сарматского возрастов. Чокракские отложения представлены зелеными песчанистыми глинами и глинистыми песчаниками; мощность их в разрезе 22.4 м. Диатомовые водоросли обнаружены в нижней (0.9 м) части этой толщи на глубинах 290 и 289 м. Возраст отложений в указанном интервале определяется по макрофауне как чокракский, по микрофауне — чокрак-олигоценовый.

Техническая обработка материала выполнена по общепринятой для осадочных пород методике («Диатомовые водоросли СССР», 1974: 55).

В двух исследованных образцах обнаружена обильная флора преимущественно центрических диатомей, специфическими чертами которой являются однообразный видовой состав и высокое содержание вымерших форм. Рис. 1 и 2 (см. вклейки) содержат иллюстрации ряда массовых и интересных видов чокракской флоры. Доминируют грубопанцирные пресноводные виды рода *Melosira* Ag. — *M. praegranulata* Jousé f. *praegranulata* et f. *curvata* Jousé, *M. praedistans* Jousé, которые широко распространены в неогеновых континентальных отложениях и известны в различных регионах европейского и азиатского материков, а также в Японии, Северной и Южной Америке (Моисеева, 1971; «Диатомовые водоросли СССР», 1974; Хурсевич, Логинова, 1979). Господство пресноводных планктонных видов рода *Melosira* и единичная встречаемость бентосных пресноводных видов *Tetracyclus ellipticus* (Ehr.) Grun. и *Navicula tuscula* (Ehr.) Grun. позволяют предполагать формирование вмещающих их отложений в открытой части пресного или сильно опресненного водоема. К субдоминантным элементам флоры принадлежит *Pontodiscus baldjikianus* Temnisk. et Kozyr.; этот редкий вымерший вид в комплексе с пресноводными видами рода *Melosira* известен и в осадочных породах майкопа Причерноморья (северный Сиваш), что дает основание отнести его к олигогалобам (Темнискова-Топалова и др., 1981).

По экологическому составу флора неоднородна. Наряду с многочисленными панцирями олигогалобов здесь присутствуют солоноватоводные *Actinocyclus ehrenbergii* Ralfs var. *ehrenbergii* et var. *tenellus* (Bréb). Hust. и редкие створки единичных морских видов *Actinocyclus subtilis* (Greg.) Ralfs, *Actrnoptychus thumii* A. S., *Cymatosira lorenziana* Grun. К поли- и мезогалобам, по-видимому, принадлежат и некоторые вымершие формы — *Coscinodiscus grunowii* Pant., *C. szaboi* Pant., *C. stokesianus* (Grev.) Grun., *Stephanodiscus kanitzii* Grun. et Pant., *Raphoneis boryanum* Pant., известные из морских и сильно опресненных морских комплексов. Подобный смешанный характер флоры, в которой массовыми являются пресноводные элементы и им сопутствуют солоноватоводные виды с незначительной примесью морских форм, свидетельствует, на наш взгляд, об осолонении пресноводного бассейна.

Предположение об осолонении чокракского водоема в период отложения исследуемых осадков не противоречит существующим представлениям о генезисе миоценовых пород Болгарии. По устному сообщению Е. И. Коюмджиевой, в чокраке установлен пресноводный комплекс моллюсков и характерно чередование осадочных пород морского и пресноводного генезиса. В богатых диатомеями образцах нижней части исследованного разреза (глубина 290 и 289 м) фауна отсутствует, однако в вышележащих слоях чокрака Коюмджиева обнаружила макрофауну, свидетельствующую о постепенно возрастающем осолонении бассейна.

Литературные сведения о миоценовой флоре морских и континентальных отложений весьма многочисленны. В области Восточного Паратетиса морская и солоноватоводная флора ранне- и среднемиоценового возраста известна в майкопских глинах Краснодарского края и Керченского п-ова («Диатомовый анализ», т. 1, 1949; Макарова, 1961; Шешукова-Порецкая, Глезер, 1962), в караганском и конкском горизонтах Азербайджана («Диатомовые водоросли СССР», 1974; Шишова, 1955; Гасанова, 1968) и в тортоне юго-западной окраины Русской платформы (Портнягина-Пшеничная, 1961). Пресноводный позднетортонский комплекс описан из бурных углей Закарпатской обл. (Оксиюк, 1960). Как показывает сравнение, чокракский комплекс Болгарии среди вышеуказанных флор полных аналогов не имеет. По общему облику флоры и видовому составу чокракский комплекс диатомей у г. Балчик наиболее близок к комплексу диатомей из майкопских отложений северного Сиваша, предварительно датированных ранним миоценом (материалы не опубликованы). В обоих местонахождениях в характерный комплекс входят древние грубопанцирные пресноводные виды рода *Melosira* (круг форм), *Pontodiscus baldjikianus* и концентрически-волнистые виды рода *Coscinodiscus* Ehr. Однако пресноводная диатомовая флора майкопских глин в видовом отношении разнообразнее.

В области Центрального Паратетиса ранне- и среднемиоценовая флора установлена в Венгрии, Чехословакии и Австрии. Сходство обедненного чокракского комплекса Болгарии с разнообразными по составу и различными по генезису комплексами Центрального Паратетиса определяется наличием ряда общих вымерших миоценовых видов и небольшим числом нынеживущих форм. Среди современных видов в миоценовых комплексах часто указываются эвригалинные — *Actinocyclus ehrenbergii* var. *ehrenbergii* и *A. ehrenbergii* var. *tenellus*; эти формы, имеющие широкое географическое распространение и большой возрастной диапазон, при сопоставлении флор нами не учитываются.

Сравнение чокракского комплекса с ранне- и среднемиоценовой флорой Венгрии (Hajós, Pálfalvy, 1963; Hajós, 1968, 1973, 1975) показало присутствие отдельных общих элементов в составе среднемиоценовых флор. Общими с солоноватоводным комплексом бадения являются вымерший миоценовый вид *Coscinodiscus grunowii* с обильным тортонским комплексом, вымерший вид *Stephanodiscus kanitzii* и морской вид *Cymatosira lorenziana*. Интересна находка в чокракском комплексе формы *Bogorovia* (?) sp., близкой по морфологии к тортонскому виду *Bogorovia mediopunctata* (Hajós) Jousé.

На территории Чехословакии и Австрии раннемиоценовые диатомовые водоросли распространены в осадочных породах гельветского возраста (Řeháková, 1967, 1975). Морской неритический комплекс оттангия (нижний гельвет) полнее представлен в Австрии. Řeháková отмечает в его составе обилие раннемиоценовых видов и присутствие некоторых элементов палеогеновой флоры. Чокракская флора Болгарии отлична от комплекса оттангия; из вымерших видов, слагающих этот комплекс, в чокраке единично отмечен лишь *Actinoptychus thumii*.

Местонахождения диатомей карпатского возраста многочисленны. Комплекс карпатия (верхний гельвет) богаче предыдущего, отличается высоким содержанием новых видов, большим качественным разнообразием и обилием видов родов *Coscinodiscus* и *Actinocyclus* Ehr. Z. Řeháková подчеркивает его большое сходство с флорой среднего миоцена, особенно нижнего бадения. Некоторые основные представители этого комплекса — *Coscinodiscus grunowii*, *C. stokesianus* — встречены и в исследованной чокракской флоре. Сходство между флорами проявляется и в присутствии в их составе морфологически близких, возможно, идентичных видов *Pontodiscus baldjikianus* и *Coscinodiscus armatus* (Řeháková, 1975, tabl. 6, fig. 78). Řeháková (1967) отмечает также наличие в комплексе карпатия пресноводных *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs и *M. distans* (Ehr.) Kütz., но считает их вторично занесенными.

Обильная пресноводная и солоноватоводная флора описана из нерасчлененных миоценовых отложений Чехословакии (Řeháková, 1965); по мнению автора, флора соответствует нижнему тортону. Общими в чокракском и тортонском комплексах являются миоценовые виды *Coscinodiscus grunowii* и *C. szaboi*. Судя по приводимым в данной работе микрофотографиям (Řeháková, 1965, tabl. VII, fig. 1—2), в тортоне Чехословакии присутствует и характерная для исследованных отложений грубопанцирная *Melosira praegranulata*.

Слабо осолоненный комплекс нижнего бадения Австрии (Hajós, 1970) слагается преимущественно видами рода *Stephanodiscus* Ehr.; *S. kanitzii*, одна из доминирующих форм в бадении Австрии, с невысокими количественными оценками найдена в чокракских отложениях Болгарии.

В миоцене Центрального Паратетиса по планктонным диатомеям установлено 7 морских биостратиграфических зон и выделены виды, которые могут быть использованы для корреляции осадков в области Паратетиса (Řeháková, 1977a, b). Исследованная флора чокрака, включающая виды *Coscinodiscus grunowii* и *C. stokesianus*, которые Řeháková отнесла к числу стратиграфически значимых форм, обнаруживает известное сходство с нижнемиоценовой зоной *Raphidodiscus marylandicus* Christ.; эта зона соответствует региональному карпатскому ярусу и близка к флоре нижнего бадения.

Ниже даны краткие диагнозы двух трудно определимых видов диатомей, которые при дальнейшем изучении, возможно, будут описаны в качестве новых.

Bogorovia (?) sp. (рис. 2, *5*). Створки изопольные, ланцетные, с постепенно слабо оттянутыми концами и узким загибом; дл. 40—60, шир. 9—10 мкм. Ареолы крупные, слегка вытянутые, образуют правильные поперечные и волнистые продольные ряды, поперечных рядов 8—9 в 10 мкм. Ряды, расположенные вдоль края створки, слагаются ареолами более вытянутыми, чем на остальной поверхности створки (ребра?). Осевое поле отсутствует.

По форме створки и характеру структуры — наличию по краю створки удлиненных структурных элементов (ребер?) — данный таксон может быть отнесен к роду *Bogorovia* Jousé. В отличие от известных в настоящее время видов этого рода (Jousé, 1973; Жузе, 1976) у *Bogorovia* (?) sp. ареолы образуют правильные поперечные ряды. Наша форма сходна с разновидностью *B. mediopunctata*, описанной из тортонского яруса Венгрии (Hajós, 1968 : 143, tabl. 42, fig. 1—5), отличаясь несколько более нежной структурой и большим числом продольных рядов ареол на поверхности створки.

В чокракских отложениях Болгарии встречается с оценкой «редко».

Coscinodiscus aff. *grunowii* Pant. (рис. 2, 1*а*—1*в*). Створки круглые, 60—130 мкм в диам., со слегка вогнутой центральной частью и ясной концентрической волнистостью (у мелких экземпляров обычно одна крупная выпуклая зона близ центра створки, у крупных форм наблюдается и вторая, менее выпуклая кольцевая зона). Ареолы в радиальных рядах, 8—9 в 10 мкм; близ края 2—3 ряда более мелких и рыхло расположенных ареол, 10 ареол в 10 мкм. Край створки заштрихован, 15—18 штрихов в 10 мкм. Центральное поле крупное, 10—23 мкм, неправильно очерченное, бесструктурное или с немногочисленными беспорядочно расположенными ареолами. На границе створки и края многочисленные (14—28) короткие гиалиновые пятна; у единичных створок здесь же обнаружен глазок.

По рельефу створки и характеру структуры найденные формы имеют большое сходство с C. *grunowii* (Pantocsek, 1903—1905, 1: 74, tabl. 9, fig. 74), отличаясь резко очерченным центральным полем и отсутствием глазка.

Наши экземпляры, судя по изображению, приведенному H. Schrader (1978, tabl. 5, fig. 5, 11), по рельефу створки, характеру структуры и форме центрального поля идентичны *Actinocyclus sp.* (aff. *Coscinodiscus stokesianus* f. *minor* Grun.), встреченному в отложениях позднего миоцена Черного моря. В примечании Schrader дает ссылку на *C. stokesianus* в работах J. Pantocsek (1903—1905, I, tabl. 27, fig. 257) и Řeháková (1965, tabl. 9, fig. 3—7). Изображения этой формы у вышеназванных авторов (Pantocsek, 1903—1905; Řeháková, 1965) близки между собой, но отличаются от черноморской формы.

Авторы благодарят Е. И. Коюмджиеву и П. П. Дикова за предоставленные им результаты исследований макро- и микрофауны и пользуются возможностью выразить свою признательность Е. И. Коюмджиевой за консультации и постоянный интерес к работе.

ЛИТЕРАТУРА

Гасанова М. С. (1968). К стратиграфии миоценовых отложений Кобыстана (восточный Азербайджан). В кн.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. М., Наука. — Диатомовый анализ. (1949). 1. Л., Гос. изд. геол. лит. — Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. (1974). Л., Наука. — Жузе А. П. (1976). К ревизии рода *Bogorovia* Jousé (*Bacillariophyta*). Бот. ж., 61, 9. — Макарова И. В. (1961). О находке диатомовых водорослей в меотических отложениях Причерноморья. Бот. матер. Отд. спор. раст. БИН АН СССР, 14. — Моисеева А. И. (1971). Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края. Тр. ВСЕГЕИ. Л. — Оксиюк О. П. (1960). Диатомовый анализ бурых углей из Виноградовского района Закарпатской области. Укр. бот. ж., 17, 1. — Портнягина-Пшеничная Л. А. (1961). О диатомеях из верхнетортонских отложений с. Подгорцы (юго-западная окраина Русской платформы). Геол. сб. Львовск. общ. при Львовск. унив., 7—8. — Темнискова-Топалова Д. Н., Козыренко Т. Ф., Моисеева А. И., Шешукова-Порецкая В. С. (1981). Новый род *Pontodiscus* (*Bacillariophyta*). Бот. ж., 66, 9. — Темнискова-Топалова Д., Малинкова Е. (1979). Нови сарматски кремъчни водорасли за България. Год. Соф. унив., 70, 2. — Хурсевич Г. К., Логинова Л. П. (1979). Общая характеристика пресноводной диатомовой флоры неогена Белорусского Понеманья и ее стратиграфическое значение. В кн.: Геологическое изучение территории Белоруссии. Минск, Наука и техника. — Шешукова-Порецкая В. С., Глезер З. И. (1962). Диатомовые водоросли, силикофлагелляты и эбриидеи из майкопских отложений с р. Шибик. Уч. зап. ЛГУ, 313, сер. биол. наук, 49. — Шишова З. А. (1955). Новые данные по изучению диатомовых водорослей миоценовых отложений Апшеронского полуострова. ДАН АзССР, 2, 6. — Brightwell T. (1859). On some rarer on undescribed species of *Diatomaceae*. I. Quart. Microscop. Sci., 7. — Cleve P. T. (1894—1895). Synopsis of the naviculoid diatoms. I—II. Kongl. Svenska Vetenskaps Akad. Handl., 26, 2; 27, 3. Stockholm. — Grunow A. (1862). Die österreichischen Diatomeen. I—II. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 12. — Grunow A. (1886). Van Heurck Henri Types du Synopsis des Diatomées de Belgiqie. V—XXII. Determination, notes et diagnoses par M. A. Grunow. Bot. Centr. — Hajós M. (1968). Die Diatomeen der miozänen Ablagerungen des Màtravorlands. Geol. Hung., ser. Paleont., 37. — Hajós M. (1970). Kieselgurvorkommen im tertiärbecken von Aflenz (Steiermark). Mitteil. Geol. Ges. Wien, 63. — Hajós M. (1973). Faciological and stratigraphic importance of the Miocene diatoms in Hungary. Nova Hedwigia, 45. — Hajós M. (1975). Szokolya környékének Diatomás Üledékei. Földt. Int. Évi Jel. az 1975. Évröl. Budapest. — Hajós M. (1978). A Garábi Slir formáció diatomái. Földt. Int. Évi Jel. az 1978. Évröl. Budapest. — Hajós M., Pálfalvy J. (1963). Magyaregregy diatomás üledékeinek élet földtani vizsàlata. Földt. Int. Évi Jel. az 1960. Évröl. Budapest. — Jousé A. P. (1973). Diatoms in the Oligocene—Miocene Biostratigraphic zones of the tropical areas of the Pacific Ocean. Nova Hedwigia, 45. — Mihályné G. J. (1976). Szarmata Diatomák Bulgária és a Középsö-Paratethys területén. Földt. Int. Évi Jel. az 1973. Évröl. Budapest. — Pantocsek J. (1903—1905). Beiträge zur Kenntnis der fossilen Bacillarien Ungarns, 1—3. Berlin—Pozsony. — Řeháková Z. (1965). Fossile Diatomeen der südböhemischen Beckenablagerungen. Rozpravy Úst. vol. geol., Svazek 32. Praha. — Řeháková Z. (1967). Die fossilen Diatomeen der Karpatischen serie aus der Vortiefe in Mähren und aus dem Wiener Becken. Chronostr. u. Neostrat. Miozän der Zentr. Parat., 1. — Řeháková Z. (1975). Marine Diatoms in Helvetian Sediments of the Central Paratethys. Nova Hedwigia, 53. — Řeháková Z. (1977a). Marine planktonic diatom zones of the Central Paratethys Miocene and their correlation. Věst. Üstr. úst. geol., 52. — Řeháková Z. (1977b). Marine planktonic diatom zones of the Central Paratethys Miocene and their correlation with different groups of organisms. Nova Hedwiga, 54. — Ross R. (1963). The diatom genus *Carpatogamma* and the identity of *Schizostauron*. Bul. British. Mus. (Nat. Hist., Botany, 3, 2. London. — Schmidt A. (1874—1959). Atlas der Diatomaceenkunde. Berlin, Leipzig. — Schrader H. I. (1978). Quaternary through neogene history of the Black Sea, deduced from the paleoecology of Diatoms, Silicoflagellates, Ebridians and Chrysomonads. Init. Rep. of the Deep Sea Drilling Project, 42, 2. Washington.

Ленинградский государственный университет.

Получено 4 I 1981.

УДК 581.526.3 : 58.006

Е. В. Печенюк

РЕДКИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ ХОПЕРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

E. V. PETCHENJUK. RARE WATER PLANTS IN THE HOPIORSK RESERVATION

Приводятся новые данные о распространении трех редких водных растений — водяного ореха плавающего *Trapa natans*, сальвинии плавающей *Salvinia natans* и вольфии бескорневой *Wolffia arrhiza* — на территории Хоперского государственного заповедника в Воронежской обл. Рассмотрены причины сокращения численности *Trapa natans* в настоящее время. Отмечено прогрессирующее распространение сальвинии плавающей по водоемам заповедника. Впервые найдена в нескольких водоемах вольфия бескорневая — редчайшее водяное растение европейской части СССР.

Хоперский государственный заповедник расположен на границе лесостепной и степной зон европейской части СССР на северо-востоке Воронежской обл. и занимает 162 км^2 в пойме р. Хопер, ширина которой колеблется от 2 до 10 км. Пойма покрыта в основном пойменными дубравами, ольшанниками, лугами и имеет около 300 водоемов, образованных в большинстве случаев отделившимися излучинами и рукавами р. Хопер и в меньшей степени — в результате размыва грунта полыми водами. Площади водоемов колеблются от нескольких десятков квадратных метров до 44 га, форма их в основном подковообразная и удлиненная, глубина большинства водоемов до 2—3 м, дно пологое, ровное, но в некоторых озерах имеются ямы глубиной до 8—10 м. Грунты дна преобладающего числа пойменных водоемов илистые и илисто-песчаные, а у притеррасных — песчаные, но зачастую в одном и том же водоеме встречаются участки грунтов различного характера. По степени зарастания большинство водоемов относится к стадиям «озеро-пруды» и «пруды», часть из них некрупные, пересыхающие в засушливые годы.

Высокая обводненность поймы и мозаичность условий способствуют сохранению ряда редких водных растений — реликтов послеледникового климатического оптимума. Наиболее интересными среди них являются водяной орех плавающий, или чилим *Trapa natans* L., сальвиния плавающая *Salvinia natans* (L.) All. и вольфия бескорневая *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm.

Первоначальные сведения о распространении этих и других водных растений на территории Хоперского заповедника имеются в работах С. А. Красовской (1940, 1959а) и С. И. Машкина (1959).

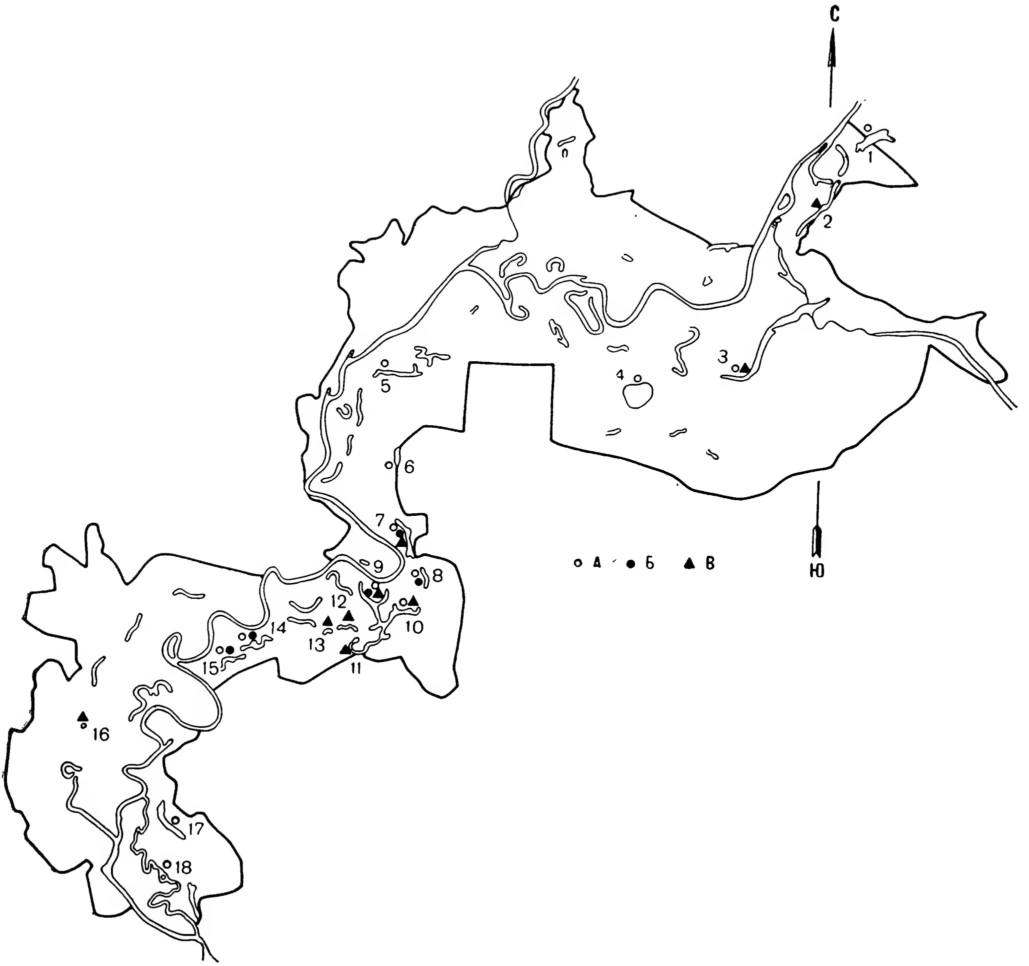
В 1976 г. мы обследовали 197 водоемов заповедника, что позволило получить новые данные о распространении упомянутых выше растений. Осмотр водоемов проводили в меженный период с лодки и с берега. На некоторых озерах описали и закартировали растительность. Местонахождения вольфии бескорневой отмечали также в 1977 и 1978 гг.

Trapa natans, занесенный в «Красную книгу СССР» (1978), впервые был отмечен на территории заповедника в 1936 г. С. А. Красовской (1940) в озерах Ореховском и Чиганак, расположенных соответственно в средней и южной частях заповедника, а в 1939 г. — в соседнем с Ореховским оз. Сосновом (см. рисунок). В этом же году он был перенесен Красовской в озера Юрмище, Тальниково, Малое Голое и Серебрянку Городскую. В оз. Тальниковом водяной орех плавающий не прижился (по-видимому, из-за сильно заиленного дна), в оз. Юрмище он рос в 1940 г. (Красовская, 1959б), затем отмечен здесь же в 1947—1948 гг. (Машкин, 1959), но с 1950 г. данных о нахождении этого вида в озере нет. В оз. Серебрянке Городской водяной орех плавающий встречен в 1949 г., тогда же его обнаружили и в соседнем озере — Серебрянке Удельной. В последующие годы (наблюдения велись до 1956 г.) водяной орех плавающий в этих озерах не отмечен. В 1944 г. К. И. Шурыгина (неопубликованные данные) обнаружила водяной орех плавающий в озерах Малом Голом, Сосновом и в нескольких мелких водоемах русла Старого Хопра. В 1947—1948 гг. его наблюдали, кроме оз. Юрмище, в озерах Голом, Длинном Осиновском, Ульяновском, Большом Голом (Машкин, 1959). В 1976 г. мы обнаружили водяной орех плавающий в озерах Большом и Малом Голом, Ореховском, Серебрянке Удельной и Серебрянке Городской.

В оз. Ореховском, где водяной орех плавающий в начале 30-х годов занимал почти весь водоем, наблюдается неуклонное снижение его численности. В 1940 и в 1956 гг. он еще образовывал самостоятельную ассоциацию, занимая соответственно площади 5.5 и 0.3 тыс. м^2, а в 1976 г. мы обнаружили его только как сопутствующий вид в ассоциации Potamogeton natans. Уменьшение численности водяного ореха плавающего в оз. Ореховском можно объяснить интенсивным заилением водоема (Красовская, 1959б), сбором плодов этого растения местным населением (особенно в 50-е годы) и расширением площадей ассоциаций из *Potamogeton natans* L. и *Stratiotes aloides* L, особенно интенсивно вытесняющего водяной орех плавающий. Так, в 1956 г. ассоциации Potamogeton natans и Stratiotes aloides занимали соответственно 1.1 и 14.7, а в 1976 г. — 10.8 и 50.5 тыс. м^2, причем эти ассоциации расположены именно в той части водоема, где до 1956 г. была распространена ассоциация Trapa natans. Аналогичные причины сокращения численности и исчезновения водяного ореха плавающего указываются для водоемов Окского государственного заповедника (Артемов, 1974; Моисеева, 1977) и Владимирской обл. (Шилов и др., 1972).

В озерах Малом Голом и Серебрянке Городской водяной орех плавающий входит в состав ассоциаций растений с плавающими листьями, а в оз. Серебрянке Удельной встречаются лишь единичные особи этого вида.

Наибольшего развития водяной орех плавающий достигает в оз. Большом Голом, образуя в нем ассоциацию Trapa natans, а также входя в состав почти всех сообществ растений с плавающими листьями и в разреженные заросли *Sagittaria sagittifolia* L., *Butomus umbellatus* L. и *Typha angustifolia* L. Ассоциация Trapa natans располагается в центральной части озера, подверженной



Местонахождения *Trapa natans* в 1935—1955 (*А*), в 1976 (*Б*) и *Wolffia arrhiza* (*В*) в 1976—1978 гг.

Озера: *1* — Голое, *2* — Черная Речка, *3* — Юрмище, *4* — Тальниково, *5* — Длинное Осиновское, *6* — Ульяновское, *7* — Большое Голое, *8* — Малое Голое, *9* — Ореховское, *10* — Сосновое, *11* — Выкрутня, *12* — Большое Крутобережное, *13* — Малое Крутобережное, *14* — Серебрянка Удельная, *15* — Серебрянка Городская, *16* — Круглое, *17* — Чиганак, *18* — Старый Хопер.

ветровому волнению, на глубинах от 0.4 до 1.5 м в межень, на песчано-илистых и илистых грунтах и занимает площадь около 19 тыс. м^2 (по данным 1976 г.). Флористический состав этой ассоциации небогат: постоянно в ней встречаются *Ceratophyllum demersum* L. и *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. Реже отмечены *Potamogeton natans*, *Butomus umbellatus*, *Najas major* All., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna minor* L. Покрытие водяного ореха плавающего на участках с глубиной от 0.5 до 1 м достигает 90—100%, на 1 м^2 насчитывается до 15—27 розеток. С увеличением глубины заросли этого вида изреживаются: на глубинах более 1.1 м можно видеть лишь 4—8 розеток на 1 м^2 поверхности воды. Другие виды, указанные для этой ассоциации, дают очень незначительное покрытие, которое, как и число видов, падает с увеличением глубины.

Salvinia natans впервые была обнаружена в Хоперском государственном заповеднике С. А. Красовской (1940) в 1936 г. в оз. Дуга, а в 1939 г. — ею же в оз. Тальниковом. При осмотре 202 пойменных водоемов в 1944 г. сальвиния плавающая была встречена лишь в 15 из них, т. е. в 7.4% от числа всех обследованных озер. Машкин (1959), изучавший флору заповедника в 1947—1949 гг., указывает 30 местонахождений сальвинии плавающей, 27 из которых, включая р. Хопер, находятся на территории заповедника, а 3 — в его ближайших окрестностях. Водоемы, имеющие в составе растительности сальвинию плавающую, составляли тогда 12.8% от 203 осмотренных. В 1976 г. этот вид мы обнаружили в 113 из 197 обследованных водоемов (57.3%). Приведенные цифры говорят о продолжающемся интенсивном расселении сальвинии плавающей по водоемам заповедника.

Сальвиния плавающая встречается обычно в неглубоких и небольших по размерам водоемах, где она совместно с рясками занимает всю поверхность воды. В крупных, подверженных ветровому волнению водоемах этот вид приурочен к поясу надводных растений и в меньшей степени — к поясу растений с плавающими листьями. Распространение сальвинии плавающей по территории заповедника, очевидно, вызвано обмелением и зарастанием водоемов. Так, число озер, в которых в 1944 г. отмечались *Typha angustifolia*, *Carex* sp. sp. и другие виды надводных растений, к 1976 г. увеличилось в 3—8 раз, на многих водоемах расширились ранее имевшиеся заросли надводных макрофитов, что, несомненно, создало лучшие условия для произрастания сальвинии плавающей (местонахождения ее на рисунке не указаны из-за повсеместного распространения в настоящее время).

Wolffia arrhiza — одно из очень редких растений Воронежской обл. (Камышев, Хмелев, 1976) и европейской части СССР в целом. В Воронежской обл. она была впервые найдена в 1953 г. в старице Большой Ильмень в 6 км к северо-востоку от границы заповедника (Красовская, 1955). На территории заповедника вольфия бескорневая впервые обнаружена нами в 1976 г. в оз. Ореховском, где она вместе с *Lemna minor*, *L. trisulca* L. и *Spirodela polyrhiza* покрывала около 2% поверхности водоема, образуя плотный слой над зарослями *Ceratophyllum demersum* и *Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht. Встречена она и среди прибрежно-водной растительности. В том же году мы нашли вольфию бескорневую в оз. Сосновом, Выкрутня, Большом и Малом Крутобережном, которые соединены между собой постоянными или временными протоками (см. рисунок). Все эти водоемы расположены в центральной части заповедника. Кроме того, вольфия бескорневая была обнаружена в оз. Круглом в южной части заповедника и мелком водоеме недалеко от оз. Круглого, где она росла в изобилии, создавая основной аспект. В 1977 г. мы обнаружили вольфию бескорневую в оз. Большом Голом, где она встречалась и два последующих года. Позднее мы нашли этот вид также в северной части заповедника в самом крупном оз. Юрмище и в оз. Черная Речка. Таким образом, наши данные говорят о довольно широком распространении вольфии бескорневой по водной территории заповедника. По-видимому, можно согласиться с мнением В. Н. Сукачева (1955), считавшего, что из-за крайне незначительных размеров всего растения вольфия бескорневая обычно (особенно при беглом осмотре) не замечается. Трудно заметить ее в крупных водоемах, особенно в годы, неблагоприятные для ее развития, когда она встречается единичными особями в зарослях надводных растений.

Таким образом, все три изученных вида широко распространены на территории Хоперского государственного заповедника, а для сальвинии плавающей отмечено увеличение численности за счет расселения ее по водоемам.

Кроме отмеченных выше видов, на территории Хоперского заповедника есть много других водных и прибрежных растений, по-видимому, также реликтов послеледникового климатического оптимума. Из них можно отметить *Najas major* и *N. minor* All., редкие виды рдеста — *Potamogeton friesii* Rupr. и др., *Alisma gramineum* Lej., *A. lanceolatum* With., *A. bjorkquistii* Tzvel., *Zannichellia palustris* L. В ольховых топях заповедника встречаются такие редчайшие на юго-востоке европейской части СССР виды, как *Calla palustris* L. и *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., а на болотистых берегах водоемов поймы — *Senecio tataricus* Less. Все это свидетельствует о высокой научной ценности Хоперского государственного заповедника как естественного резервата редких видов нашей флоры. Изучение закономерностей распространения этих видов по территории заповедника и динамики их численности в различные по климатическим условиям годы составляет задачу будущих исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Артемов Ю. В. (1974). Водяной орех (*Trapa natans* L. s. l.) в Окском заповеднике. Тр. Окск. гос. заповед., 10. — Камышев Н. С., Хмелев К. Ф. (1976). Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж, Изд. ВГУ. — Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. (1978). М., Лесная промышленность. — Красовская С. А. (1940). Список высших растений Хоперского заповедника. Тр. Хоперск. гос. заповед., 1. — Красовская С. А. (1955). Новое местонахождение вольфии бескорневой (*Wolffia arrhiza* (L.) Wimmer). Природа, 2. — Красовская С. А. (1956). Сезонная динамика продуктивности высшей водной растительности водоемов Хоперского заповедника. Тр. Хоперск. гос. заповед., 2. — Красовская С. А. (1959а). Растительность водоемов реки Хопра. Тр. Хоперск. гос. заповед., 3. — Красовская С. А. (1959б). Динамика зарастания водоемов поймы реки Хопра высшей водной растительностью. Тр. Хоперск. гос. заповед., 3. — Машкин С. И. (1959). Новые материалы по инвентаризации высших растений Хоперского государственного заповедника и его ближайших окрестностей. Тр. Хоперск. гос. заповед., 3. — Моисеева О. В. (1977). Характер распространения *Trapa natans* L. s. l. и *Salvinia natans* L. в водоемах Окского заповедника. В кн.: Высшие водные и прибрежно-водные растения. Тез. докл. I Всес. конф. М. — Сукачев В. Н. (1955). Рецензия на сообщение С. А. Красовской «Новое местонахождение вольфии бескорневой (*Wolffia arrhiza* (L.) Wimmer).» Природа, 2. — Шилов М. П., Михайлова Т. Н., Локтионов Е. Г. (1972). Водяной орех (*Trapa natans* L. s. l.) во Владимирской области. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3.

Хоперский государственный заповедник.

Получено 18 VIII 1980.

УДК 581.9 (470.68)

П. Л. Львов

НАГОРНО-КСЕРОФИТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ДАГЕСТАНА

P. L. LVOV. MOUNTAIN-XEROPHYTIC VEGETATION IN DAGHESTAN

Кратко охарактеризованы фриганоидная растительность и колючеподушечники, показаны районы их распространения. Ставится вопрос о сохранении нагорно-ксерофитной растительности с редкими дагестанскими эндемиками в Ботлихской аридной котловине, на Гунибском плато и в живописном ущелье Истису-Кака в окрестностях курорта Талги.

Богатый и разнообразный растительный покров Дагестана издавна привлекает к себе внимание ботаников. Здесь побывали крупные флористы, ботанико-географы и геоботаники. В результате проведенных исследований было выявлено немало редких и эндемичных для Дагестана видов, замечательных фитоценозов и высказаны интересные суждения по поводу истории формирования флоры этого горного края.

Как известно, Н. И. Кузнецов (1910) считал Дагестан одним из древнейших очагов развития и образования нагорно-ксерофитной растительности (он же впервые ввел и само это понятие). Он отмечал, что этот тип растительности существует с третичного периода, что здесь он «зародился, здесь развился дальше и отсюда же распространился в один из степных послетретичных периодов как по Кавказу, так и далее в прилежащие страны» (с. 18). В то же время он писал, что «наиболее типичную дагестанскую растительность — нагорно-ксерофитную, мы знаем меньше всего как относительно ее состава, так и географического распространения по Дагестану» (с. 240) и далее: «из всех трех типов дагестанской растительности она наиболее интересна с точки зрения истории флоры страны» (с. 160).

Приходится, однако, признать, что конкретных данных по составу и распространению нагорно-ксерофитной растительности в Дагестане недостаточно и в настоящее время. В немногих работах обсуждается обычно общий флористический состав для некоторых районов и делаются те или иные выводы (Гроссгейм, 1925; Чиликина, Шифферс, 1962; Львов, 1964, 1969, 1974, 1976; Алексеев, 1965, 1979; Еленевский, 1966).

Между тем нагорно-ксерофитная растительность подвергается сильному антропогенному воздействию, что ведет к изменению условий существования ее и ставит под угрозу исчезновения как отдельные виды растений, так и их сообщества. Поэтому изучение фитоценозов нагорно-ксерофитной растительности с входящими в них редкими и эндемичными видами растений, указание их естественных местообитаний и желательных мер охраны являются актуальными.

Как известно, в СССР нагорно-ксерофитная растительность широко распространена на Кавказе, Памире, в Тянь-Шане и Гиссаро-Дарвазе. На Кавказе она хорошо выражена, кроме Дагестана, на территории Южной Армении и Нахичеванской АССР.

Кавказские ботаники (Гроссгейм, 1948; Прилипко, 1970, 1975) из крупных подразделений сложного типа нагорных ксерофитов выделяют фриганоидную растительность, подушечники и колючеподушечники, шибляк и гаммаду. Каждое из этих подразделений, или вариантов, представлено различными формациями. Выделяют в качестве вариантов нагорно-ксерофитной растительности и широко распространенные на Кавказе так называемые тимьянники и своеобразные группировки галоксерофитов (Чиликина, 1960).

Другие авторы перечисленные варианты (подтипы) нагорно-ксерофитной растительности или некоторые из них рассматривают как самостоятельные типы растительности. Так, Е. М. Лавренко (1962) и М. А. Иванишвили (1969а, б) выделяют трагакантники и тимьянники в самостоятельные типы растительности, характеризующиеся рядом своих особенностей.

Нет единого мнения и в отношении шибляка: относить ли его к нагорным ксерофитам или к древесно-кустарниковым ценозам. В Дагестане шибляк является характерным фитоландшафтом в предгорьях, но заходит и в высокогорные районы; хорошо прослеживается смена лесных формаций, например *Quercus pubescens* Willd. или *Q. petraea* Liebl. в различные варианты шибляка с преобладанием в одних фитоценозах *Paliurus spina-christi* Mill., в других — *Spiraea hypericifolia* L., в третьих — *Rhamnus pallasii* Fisch. et C. A. Mey. и т. д. Поэтому эти вторичные сообщества, вышедшие из лесных формаций и существенно отличающиеся рядом особенностей от фриганы, целесообразнее относить к типу древесно-кустарниковой растительности.

В то же время высказывается предположение, что на месте нагорно-ксерофитной растительности в далеком прошлом были аридные можжевеловые и фисташковые редколесья, которые и в настоящее время нередко перемежаются с нагорно-ксерофитной растительностью. А. Л. Тахтаджян (1948 : 80) писал: «как ксерофитные редколесья, так и фриганоидная растительность сформировались несомненно еще в третичное время. В глубокой древности редколесных формаций и связанной с ними фриганоидной растительности убеждает нас анализ ботанико-географических и систематических связей их элементов».

В то же время следует иметь в виду, как отмечал А. А. Гроссгейм (1948), «что нагорно-ксерофитная растительность, берущая свое начало из глубины третичного периода, пережила ряд этапов своего развития. Наряду с древними, явственно реликтовыми группировками встречаются и местами преобладают группировки молодые, уже послетретичного возраста. Наконец, последним этапом в истории нагорно-ксерофитной растительности является ее широкое вторичное распространение уже в наши дни, обусловленное вырубкой лесов, трудностью их возобновления и занятием этих последних территорий нагорными ксерофитами, что особенно можно наблюдать в Северной Армении, Южной Грузии и Нагорном Карабахе» (с. 98).

Из изложенного можно сделать вывод, что потребуется еще немало времени, чтобы всесторонне изучить нагорные ксерофиты и разработать вполне научную их классификацию.

Нагорно-ксерофитная растительность в Дагестане распространена во всех высотных поясах, за исключением верхней части альпийского пояса, на каменисто-щебнистых неразвитых маломощных почвах с примесью мелкозема и определяет вместе с сухими горными степями облик типичных ландшафтов внутреннего горного Дагестана. Еще Кузнецов (1910) отмечал, что нагорно-ксерофитная растительность в Дагестане занимает все южные склоны ущелий, обнаженные скалы, осыпи, она забирается высоко в горы по обнаженным местам, проникает в леса, заходит в субальпийскую область, одевает берега рек, отмели их, острова, солончаковые места по долинам рек. Ввиду исключительной аридности и крутизны склонов, на которых она распространена, ее особенностью является сильная разреженность и ксероморфность покрова, преобладание в видовом составе травянистых многолетников с нередко деревенеющими стеблями, примесью кустарников и полукустарников. Из ксерофитных многолетников обычны *Salvia canescens* C. A. Mey., *Scabiosa gumbetica* Boiss., *Jurinea ruprechtii* Boiss., *Teucrium polium* L., *Artemisia caucasica* Willd., *Psathyrostachys daghestanica* (Alexeenko) Nevski и др. Среди кустарников преобладают преимущественно скально-ксерофитные виды с глубоко проникающими корнями (*Ephedra procera* Fisch. et C. A. Mey., *Spiraea hypericifolia*, *Rhamnus pallasii*, *Onobrychis cornuta* (L.) Desv., *Paliurus spina-christi*). Характерной особенностью полукустарников (*Artemisia salsoloides* Willd., *Helianthemum daghestanicum* Rupr., *Satureja subdentata* Boiss., *Thymus daghestanicus* Klok. et Shost.) является одревеснение нижней части стебля. Почки возобновления у них находятся под корой и, следовательно, защищены от вымерзания, а летом такие стебли лучше переносят перегрев почвы (Серебряков, 1962). Следует заметить также, что каменистые почвы склонов способствуют удержанию и сохранению влаги и это позволяет расти многим растениям даже в аридных котловинах. Имеются и другие приспособления для перенесения жары и холода, это — сильная опушенность многих растений, метаморфоз центральной жилки листовой пластинки в колючки, выработка эфирных масел и др.

Остановимся на краткой характеристике фриганы и колючеподушечников. В Дагестане фитоценозы фриганоидной растительности развиваются в различных условиях климата, рельефа и почв как в предгорьях, так и в горных районах. Особенного своеобразия и значительного развития достигают фитоценозы фриганы в аридных котловинах известняковой и сланцевой частей внутреннего горного Дагестана, отличающихся большой сухостью климата и разнообразием эдафических условий. Так, например, в Ботлихской аридной котловине, расположенной по среднему течению Андийского Койсу, между селениями Ботлих и Муни, в пределах высот от 750 до 1300 м над ур. м., средняя годовая температура равна 9.9°, количество осадков не превышает 335 мм. В окрестностях с. Леваши (абс. выс. 1160 м) средняя годовая температура равна 6.7°, количество осадков 448 мм и в районе с. Ахты (абс. выс. 1054 м) средняя годовая температура воздуха равна 9.7°, количество осадков 410 мм. Флористический состав фитоценозов фриганы во многом определяется составом горных пород. В зависимости от условий местообитаний формируются полидоминантные или с одним-двумя доминантами фитоценозы, но более обычны фитоценозы пестрого состава. На известняках развиваются более своеобразные и интересные растительные сообщества, чем на сланцах. На известняках и гипсоносных породах северо-восточной части внутреннего горного Дагестана наблюдаются такие фитоценозы фриганы: а) смешанные полидоминантные, б) с преобладанием *Salvia canescens*, в) с преобладанием *Scabiosa gumbetica*, г) с преобладанием *Artemisia salsoloides*, д) с преобладанием *Bothriochloa caucasica* (Trin.) C. E. Hubb., е) с преобладанием *Psathyrostachys daghestanica*, ж) с преобладанием *Gypsophila capitata* Bieb., з) с преобладанием *Teucrium polium* и др.

В юго-восточной сланцевой части Дагестана фитоценозы фриганоидной растительности распространены в Ахтынском, Курахском и Рутульском районах, поднимаясь по долинам рек Самура и Кураха в горы до 2500 м над ур. м. Здесь наблюдаются фитоценозы а) с преобладанием *Salvia beckeri* Trautv.; б) с преобладанием *Cirsium argillosum* V. Petrov ex Charadze, *C. sinuatum* (Trautv.) Boiss.; в) с преобладанием *Beta macrorrhiza* Stev. (рис. 1); г) с преобладанием *Teucrium polium* и др. Они пока плохо изучены. Известняковая часть Дагестана по сравнению с южной сланцевой богаче узкорегиональными эндемиками. Лишь в фитоценозах известнякового района встречаются *Salvia canescens*, *Scabiosa gumbetica*, *Limoniopsis owerinii* (Boiss.) Lincz., *Tanacetum akinfiewii* (Alexeenko) Tzvel., *Salsola daghestanica* Lipsky, а в фитоценозах сланцевого района — *Beta macrorrhiza*, *Acantholimon schemachense* Grossh., *Medicago hemicoerulea* Sinsk., *Asperula glomerata* (Bieb.) Griseb. и др. В известняковой части Дагестана особенно интересна фриганоидная растительность в районах Гуниба, Гергебиля, Цудахара,

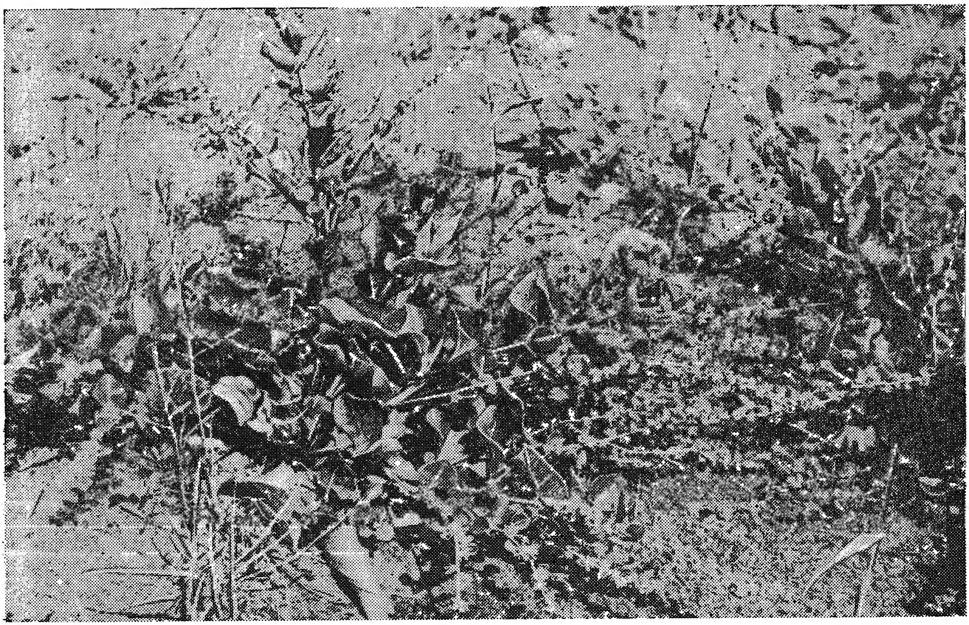


Рис. 1. Фитоценоз с преобладанием *Beta macrorrhiza*.

Леваши и в Ботлихской аридной котловине, где значительные площади занимают растительные группировки с многочисленными эндемиками.

Так, в разнообразных ассоциациях фриганы района Гуниба, помимо эдификаторов *Salvia canescens* и *Scabiosa gumbetica*, можно видеть *Allium gunibicum* Miscz. ex Grossh., *Pyrethrum leptophyllum* Stev. ex Bieb., *Campanula daghestanica* Fomin, *Anthemis fruticulosa* Bieb., *Astragalus haesitabundus* Lipsky, *Rhamnus awarica* Sachok., *Scorzonera filifolia* Boiss., *Silene ruprechtii* Schischk., *Helianthemum daghestanicum*, *Convolvulus ruprechtii* Boiss., *Alyssum daghestanicum* Grossh., *Medicago gunibica* Vass., *Stipa daghestanica* Grossh., *Dianthus awaricus* Charadze, *Satureja subdentata*, *Medicago daghestanica* Rupr. ex Boiss., *Asperula alpina* Bieb.

В окрестностях Гергебиля на южном щебнисто-каменистом склоне правого берега р. Кара-Койсу на фоне единично растущих кустов *Paliurus spina-christi* выделяются куртины *Bothriochloa caucasica* и серые пятна *Salvia canescens*. Там же встречаются *Elytrigia gracillima* (Nevski) Nevski, *Astragalus alexandri* Charadze, *Salsola daghestanica* (Turcz.) Turcz., *Convolvulus ruprechtii*, *Scutellaria oreophila* Grossh., *Thymus collinus* Bieb., *Teucrium polium*, *Onosma armeniacum* Klok. ex M. Pop.

В бассейне Аварского Койсу на северо-восточных склонах можно наблюдать фитоценозы с доминированием *Psathyrostachys daghestanica* и *Bothriochloa caucasica* и участием *Gypsophila capitata*, *Artemisia salsoloides*, *Matthiola daghestanica* (Conti) N. Busch.

Интересная полидоминантная ассоциация описана в окрестностях с. Ботлих. В ней доминантами и содоминантами являются *Artemisia salsoloides*, *Gypsophila capitata*, *Salvia canescens*, *Bothriochloa caucasica*, *Thymus daghestanicus*. Из других редких видов встречаются *Limoniopsis owerinii*, *Helianthemum daghestanicum*, *Satureja subdentata*, *Onobrychis bobrovii* Grossh., *O. cornuta*.

На крутом левом берегу Андийского Койсу в окрестностях с. Тлох выявлена ассоциация с преобладанием *Gypsophila capitata*, приуроченная к гипсоносным породам. Здесь отмечены также *Limoniopsis owerinii*, *Matthiola daghestanica*, *Salvia canescens*, *Teucrium polium*, *Bothriochloa caucasica*, *Onobrychis cornuta*, *Satureja subdentata*.

В Левашинском р-не на южных склонах горы Пасте (абс. высота 1520 м) А. А. Магомедов (1971) описал пырейно-шалфейную ассоциацию, приуроченную к малоразвитым известняковым почвам. Доминантами и содоминантами являются *Salvia canescens*, *Elytrigia gracillima*, *Convolvulus ruprechtii*, *Thymus daghestanicus*, *Teucrium polium*.

Научный интерес представляет нахождение на гипсоносных глинистых склонах Ботлихской котловины галофитов засоленных пустынь Прикаспийской низменности. И. И. Тумаджанов (1966) открыл здесь своеобразные растительные группировки с *Salsola dendroides* Pall., *S. ericoides* Bieb., *Artemisia taurica* Willd., *Nitraria schoberi* L., *Reaumuria hypericoides* Willd., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Limoniopsis owerinii*.

В сообществах караганной пустыни обычны многочисленные эндемики: *Psathyrostachys daghestanica*, *Sosnovskya ruprechtii* (Boiss.) Takht., *Atraphaxis daghestanica* Lovelius, *Medicago daghestanica*, *Amberboa glauca* (Willd.) Grossh., *Seseli alexeenkoi* Lipsky, *Heliotropium styligerum* Trautv., *Convolvulus ruprechtii* и др.

«Для понимания истории флоры и растительности нагорного Дагестана, — пишет Тумаджанов, — не меньшее значение наряду с местными эндемиками имеют растения, сохранившиеся здесь в неизменном виде, изолированные обитания которых (например *Nitraria schoberi*, *Salsola dendroides*, *S. ericoides* и ряда других) приобретают значение реликтов, вскрывающих перед нами пройденные этапы палеографического развития этой горной страны» (с. 789).

Встречаются фриганоидные фитоценозы и в сухих предгорьях Дагестана в окрестностях курорта Талги, с. Губден и с. Сергокала, а также на склонах гор у Капчугая и Чирюрта.

Очень интересные сообщества выявлены на известняках мелового периода у курорта Талги на высоте 400—450 м над ур. м. Здесь и на западном конце гряды Кукурттау обнаружены участки типичной кальцефильной флоры известняковой части внутреннего Дагестана с *Salvia canescens*, *Convolvulus ruprechtii*, *Gypsophila capitata*, *Haplophyllum villosum* (Bieb.) G. Don fil., *Salsola daghestanica*, *Reaumuria hypericoides*, *Crambe gibberosa* Rupr., *Zosima absinthifolia* (Vent.) Link, *Astragalus haesitabundus*, *A. interpositus* Boriss., *Achnatherum caragana* (Trin.) Nevski, *Ephedra procera*. Некоторые из перечисленных видов (*Salsola daghestanica*, *Gypsophila capitata*) свойственны горам Чирюрта и Капчугая.

В районе курорта Талги описана также полынно-шалфейная ассоциация. Кроме доминирующих *Artemisia caucasica* и *Salvia canescens*, отмечены *Stipa caucasica* Schmalh., *Elytrigia gracillima*, *Gypsophyla capitata*, *Anthemis fruticulosa*, *Teucrium canum* Fisch. et C. A. Mey., *Salvia verbascifolia* Bieb., *Ziziphora serpillacea* Bieb., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Alyssum desertorum* Stapf, *Thymus marschallianus* Willd., *Matthiola daghestanica*.

Две интересные ассоциации описаны на известняковых каменисто-щебнистых юго-восточных склонах окрестностей с. Губден. В одной из них преобладает *Artemisia salsoloides*, в другой — *Vincetoxicum funebre* Boiss. et Kotschy. Содоминантом в них является *Salvia canescens*. Из других видов здесь встречаются *Thymus marschallianus*, *Hippomarathrum microcarpum* (Bieb.) V. Petrov, *Teucrium polium*, *Ziziphora serpilacea*.

Подушечники и колючеподушечники отмечены в Дагестане мелкими участками в районах распространения фриганоидной растительности. Их формации образованы колючими астрагалами и колючим эспарцетом, а в Ахтынском р-не — и колючим кустарничком *Acantholimon schemachense*. Формации колючеастрагаловых трагакантников из *Astragalus denudatus* Stev., *A. microcephalus* Willd. (рис. 2), *A. beckeranus* Trautv. распространены на глинистых и щебнистых почвах преимущественно в Ахтынском, Курахском и Рутульском районах юго-восточной сланцевой части Дагестана. Наиболее крупные массивы *A. denudatus* приурочены к каменистым склонам левого берега р. Курах. По данным Б. Д. Алексеева (1979), постоянными спутниками *A. denudatus* являются *A. beckeranus*, *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Stipa daghestanica*, *S. caucasica*, *Medicago daghestanica*, *Onobrychis bobrovii*, *Teucrium polium*, *Thymus marschallianus*, *Salvia verbascifolia*, *Alyssum desertorum*. Отдельными куртинами *Astragalus denudatus* встречается в предгорном Дагестане. Так, в окрестностях с. Губден на высоте 540 м описана ассоциация с преобладанием *A. denudatus* и учас-

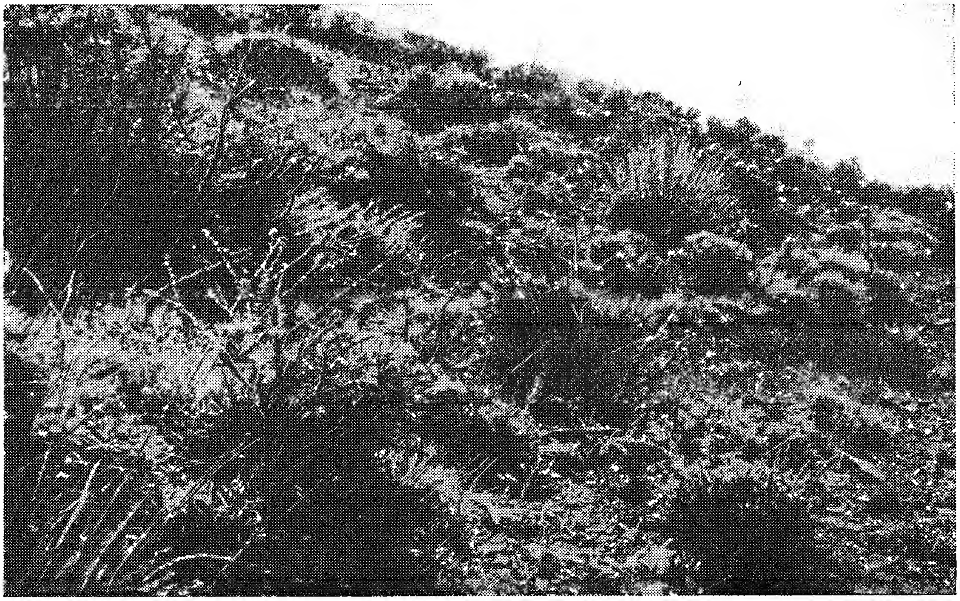


Рис. 2. Фитоценоз с преобладанием *Astragalus microcephalus*.

тием *Onobrychis cornuta*, *Rhamnus pallasii*, *Teucrium polium*, *Thymus marschallianus*, *Melica transsilvanica* Schur, *Festuca ovina* L.

Формация колючеэспарцетовых подушечников развивается на каменистых и щебнистых склонах от нижнего до верхнего горных поясов. Флористический состав колючеэспарцетовых подушечников определяется в известной мере местоположением и фитоценотическим окружением. Так, в 8 км от с. Ботлих нами описана ассоциация с преобладанием *Onobrychis cornuta* с проективным покрытием травостоя 50%. Из других кустарников спорадически и единично отмечены *Spiraea hypericifolia*, *Berberis iberica* Stev. et Fisch. ex DC., *Juniperus oblonga* Bieb., *Cerasus incana* (Pall.) Spach, *Ephedra procera*.

В травяном покрове обычны *Salvia canescens*, *Artemisia salsoloides*, *Thymus daghestanicus*, *Teucrium polium*. Кроме того, отмечены *Limoniopsis owerinii*, *Peganum harmala* L., *Stipa caucasica*, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Galium verum* L., *Ancathia igniaria* (Spreng.) DC., *Thesium procumbens* C. A. Mey.

На южном склоне горы Пасте в Левашинском р-не в эспарцетово-шалфейной ассоциации доминируют *Onobrychis cornuta*, *Salvia canescens*, *Helianthemum daghestanicum*, *Linum alexeenkoanum* E. Wulf. Иной состав травостоя наблюдается в ассоциации Onobrychis cornuta, описанной на вершине гребня при подходе к ущелью Истису-Кака в предгорном Дагестане. Шарообразные кусты *O. cornuta* приурочены здесь к каменисто-щебнистой почве южного склона. К ним присоединяются *Spiraea hypericifolia*, *Cotinus coggygria* Scop., *Rosa spinosissima* L., *Lonicera iberica* Bieb. В травяном покрове отмечены *Salvia canescens*, *Hippomarathrum microcarpum*, *Ancathia igniaria*, *Phlomis pungens* Willd., *Crinitaria villosa* (L.) Grossh., *Astragalus calycinus* Bieb., *Teucrium canum*. К колючеподушечникам в Ахтынском р-не сланцевой зоны Дагестана относится подушковидный кустарничек *Acantholimon schemachense* (рис. 3), его фитоценозы пока не изучены.

В заключение небезынтересно кратко остановиться на сходстве и различии нагорно-ксерофитной растительности Дагестана и Южного Закавказья (Нахичеванская АССР), а также на родственных связях дагестанских эндемиков. Сравнивая нагорно-ксерофитную растительность Дагестана и Нахичеванской АССР, можно заключить, что по своей экологии, облику и структуре между ними много общих черт. В их фитоценозах имеются и общие виды (*Onobrychis cornuta*, *Astragalus microcephalus*, *Teucrium polium*, *Thymus collinus*, *Salvia verbascifolia*, *Stipa* sp. и др.). Однако флористический состав, особенно эдификаторов нагорно-ксерофитной растительности Дагестана, существенно отли-

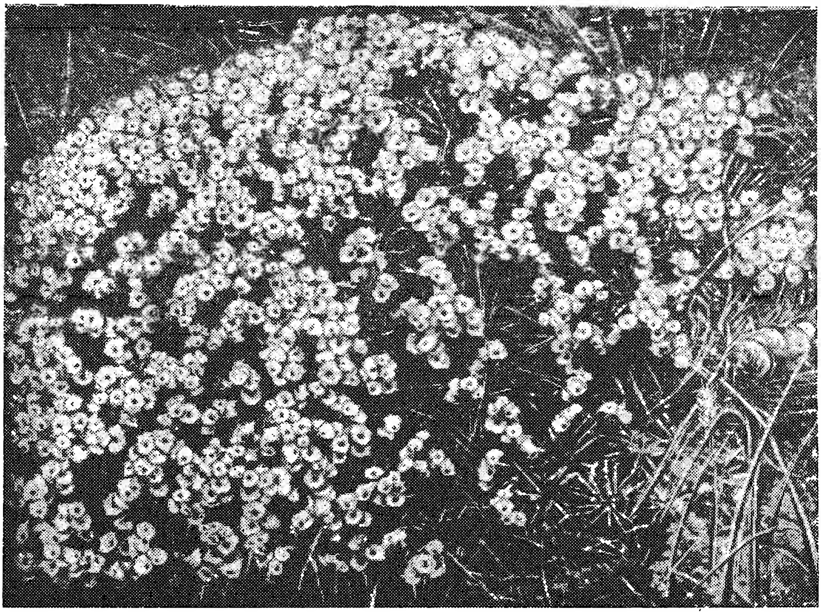


Рис. 3. *Acantholimon schemachense.*

чается от аналогичных сообществ Нахичеванской АССР. Из сопоставления преобладающих видов растительных сообществ названных регионов видно, что доминантами основных фитоценозов нагорно-ксерофитной растительности Дагестана являются *Salvia canescens*, *S. beckeri*, *Scabiosa gumbetica*, *Artemisia salsoloides*, *Beta macrorrhiza*, *Thymus daghestanicus*, а доминантами фитоценозов Нахичеванской АССР — *Amblyopogon xanthocephalus* (DC.) Sosn. ex Grossh., *Salvia dracocephaloides* Boiss., *Stachys inflata* Benth., *Aristolochia bottae* Jaub. et Spach, *Astragalus prilipkoanus* Grossh. и др. (Прилипко, 1970, 1975).

Флористический состав нагорно-ксерофитной растительности Дагестана и Нахичеванской АССР богат своими региональными эндемиками. При этом к дагестанским эндемикам, как отмечал Гроссгейм (1936 : 60), относятся те виды, «которые по своему происхождению связаны с внутренним нагорным Дагестаном, преимущественно с его известковой, в меньшей степени со сланцевой частью. Количество таких видов велико, ареалы их очерчены обычно довольно четко. В противоположность истинно кавказским видам дагестанцы, за очень малым исключением, представлены типом нагорных ксерофитов или альпийцев более ксерофитного типа, чем на Кавказе. Количество видов дагестанской группы довольно внушительно и указывает на то, что нагорный Дагестан уже давно обособлен от остального Кавказа как особый флористический центр».

На основании изучения ареалов и родственных отношений многих видов дагестанской нагорно-ксерофитной флоры (*Limoniopsis owerinii*, *Psathyrostachys daghestanica*, *Jurinea ruprechtii*, *Matthiola daghestanica*, *Satureja subdentata*, *Astragalus beckeranus*, *A. ruprechtii*) Гроссгейм (1936) показал, что большинство дагестанских эндемиков является производными флоры переднеазиатского (иранского) центра и «эта подчеркнутая связь дагестанского эндемизма с переднеазиатским центром флоры представляет главным образом связь древнего реликтового типа» (с. 157). Многие виды нагорно-ксерофитной растительности представлены кавказским типом ареала: *Stipa daghestanica*, *S. caucasica*, *Anthemis fruticulosa*, *Gypsophila capitata*, *Amberboa glauca*, *Salvia canescens*, *Thymus collinus*.

Видную роль в ее составе играют виды с ареалами переднеазиатского и средиземноморского классов ксерофитного типа. К первому классу относятся *Astragalus denudatus*, *Rhamnus pallasii*, *Lonicera iberica*, *Onobrychis cornuta*, *Limoniopsis owerinii*, *Salsola dendroides*; ко второму — *Ephedra procera*, *Kochia prostrata*, *Zosima absinthifolia*, *Convolvulus lineatus* L., *Paliurus spina-christi*.

Таким образом, в формировании нагорно-ксерофитной растительности участвовало несколько флористических центров.

Многие эндемики нагорно-ксерофитной растительности необходимо охранять, так как они нигде (за немногими исключениями) больше не встречаются. В «Красную книгу СССР» из дагестанских эндемиков нагорно-ксерофитной растительности вошло пока всего 2 вида: ромашник Акинфиева *Tanacetum akinfiewii* — замечательный реликт третичного периода — и эдрайант Оверина *Edrajanthus owerianianus* Rupr.

В новое издание «Красной книги» следует включить и ряд других, не менее интересных эндемиков, например *Pyrethrum leptophyllum* (реликт), *Limoniopsis owerinii* (реликт), *Atraphaxis daghestanica*, *Rhamnus awarica*, *Astragalus daghestanicus* Grossh., *Scutellaria daghestanica* Grossh., *S. granulosa* Juz., *Jurinea ruprechtii*, *Sosnovskya daghestanica* (Lipsky) Czer., *Convolvulus ruprechtii*. Наконец, следует отметить, что в флористическом составе нагорно-ксерофитной растительности имеются очень засухоустойчивые, декоративные, ценные кормовые, эфиромасличные растения, заслуживающие введения в культуру. Территории с нагорно-ксерофитной растительностью широко используются в качестве пастбищ, хотя и низкого качества.

Вследствие интенсивного выпаса и выкапывания корней астрагалов в зимнее время на корм скоту усиливаются эрозионные процессы, приводящие к оголению склонов, смыву травяного покрова вместе с редкими видами растений, распространению *Salvia canescens* и многих сорняков. Поэтому необходимо провести в ряде районов облесение и залужение склонов и прекратить выпас. В интересах науки было бы целесообразно объявить Ботлихскую котловину, Гунибское плато и живописное ущелье Истису-Кака в окрестностях курорта Талги ботаническими памятниками или заказниками.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Б. Д. (1965). Некоторые данные о нагорно-ксерофитной растительности Южного Дагестана. В кн.: Ботаника, физиология растений и растениеводство. Махачкала, Изд. Дагестан. унив. — Алексеев Б. Д. (1979). Растительные ресурсы Дагестана, 2. Махачкала, Изд. Дагестан. унив. — Галушко А. И. (1978—1980). Флора Северного Кавказа. Определитель, 1—3. Изд. Ростов. унив. — Гроссгейм А. А. (1925). Типы растительности северной части Нагорного Дагестана. Изд. Дагестан. н.-и. инст. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. Баку, Изд. Азерб. фил. АН СССР. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа, М., Изд. МОИП. — Еленевский А. Г. (1966). О некоторых замечательных особенностях флоры внутреннего Дагестана. Бюл. МОИП, отд. биол., 71, 5. — Иванишвили М. А. (1969а). Материалы к изучению формации трагакантовых астрагалов северного склона Центрального Кавказа. Тр. Бот. инст. АН ГрузССР, 26, сер. флора и систематика, 2. — Иванишвили М. А. (1969б). К изучению трагакантовых астрагалов Кавказа. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 27. — Кузнецов Н. И. (1909). Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. Акад. наук, сер. 7, 24, 1. — Кузнецов Н. И. (1910). Нагорный Дагестан и значение его в развитии флоры Кавказа. Изв. Русск. геогр. общ., 46, 6—7. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровские чтения, 15. М.; Л., Изд. АН СССР. — Львов П. Л. (1964). Леса Дагестана. Махачкала, Дагкнигоиздат. — Львов П. Л. (1969). Арчевые редколесья Дагестана. Бот. ж., 54, 9. — Львов П. Л. (1974). Фриганоидная растительность Дагестана. Тез. докл. VI Всес. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь. — Львов П. Л. (1976). Флора Ботлихской аридной котловины. Изв. Сев.-Кавк. науч. центра Высш. школы, естеств. науки, 3. — Магомедов А. А. (1971). Ритм годичного развития растений некоторых сообществ нагорных ксерофитов. Бюл. МОИП, отд. биол., 76, 5. — Прилипко Л. И. (1970). Растительный покров Азербайджана. Баку, Элм. — Прилипко Л. И. (1975). Нагорно-ксерофитная растительность. В кн.: Гулисашвили В. З., Махатадзе Л. Б., Прилипко Л. И. Растительность Кавказа. М., Наука. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. М., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1946). К истории развития растительности Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 4. — Тумаджанов И. И. (1966). Древняя пустыня в нагорном Дагестане. Бот. ж., 51, 6. — Чиликина Л. Н. (1960). Очерк растительности Дагестанской АССР и ее природных кормовых угодий. Тр. Отд. растит. ресурсов Дагестан. фил. АН СССР. — Чиликина Л. Н., Шифферс Е. В. (1962). Карта растительности Дагестанской АССР и пояснительный текст. М.; Л., Изд. АН СССР.

Дагестанский государственный университет,
Махачкала.

Получено 5 XI 1979.

УДК 581.9 : 582.885 (477)

Д. В. Дубына

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И ЦЕНОЛОГИЯ *TRAPA NATANS (TRAPACEAE)* НА УКРАИНЕ

D. V. DUBYNA. THE DISTRIBUTION, ECOLOGY AND COENOLOGIA OF *TRAPA NATANS* (*TRAPACEAE*) IN THE UKRAINE

Изучены распространение *Trapa natans* на Украине, его экология и ценология. Установлены два центра современного обитания вида в УССР — в бассейне Верхнего Днепра и на крайнем юге в устьях Днепра, Днестра, Дуная и Южного Буга. Дана характеристика формации Trapeta natantis, включающей 10 групп ассоциаций и 14 ассоциаций. Констатировано уменьшение числа местообитаний вида за последние 30 лет. Даны рекомендации по охране его сообществ.

Распространение сообществ *Trapa natans* в УССР

На территории УССР наблюдается сосредоточение местопроизрастаний *T. natans* L. в основном в южных и северных районах (см. рисунок). В северных районах УССР места обитания *T. natans* приурочены к пойменным водоемам и заливам Днепра и Припяти, а также их притоков — Тетерева, Десны, Уборти, Ужа (Рогович, 1855; Корелякова, 1963; Мулярчук, 1965; Балашов, Мошкова, 1973; Дубина, Семеніхіна, 1978, и др.). Изредка сообщества *T. natans* встречаются во флювиогляциальных озерах, образовавшихся в долинах древних водотоков (Шацкие озера, Волынская обл. — Бережной, 1977). В Закарпатье популяции *T. natans* обнаружены в пойменных озерах, старицах и заливах рек Латорицы (Ужгородский р-н) и Боржавы, в канале Серне (Береговский р-н) (Комендар, 1973). Единственное сохранившееся местопроизрастание *T. natans* в восточной части УССР находится в долине Северского Донца (бассейн р. Красной, оз. Зимовное). На юге УССР сообщества *T. natans* сосредоточены в низовьях Днепра, Южного Буга, Днестра, Дуная.

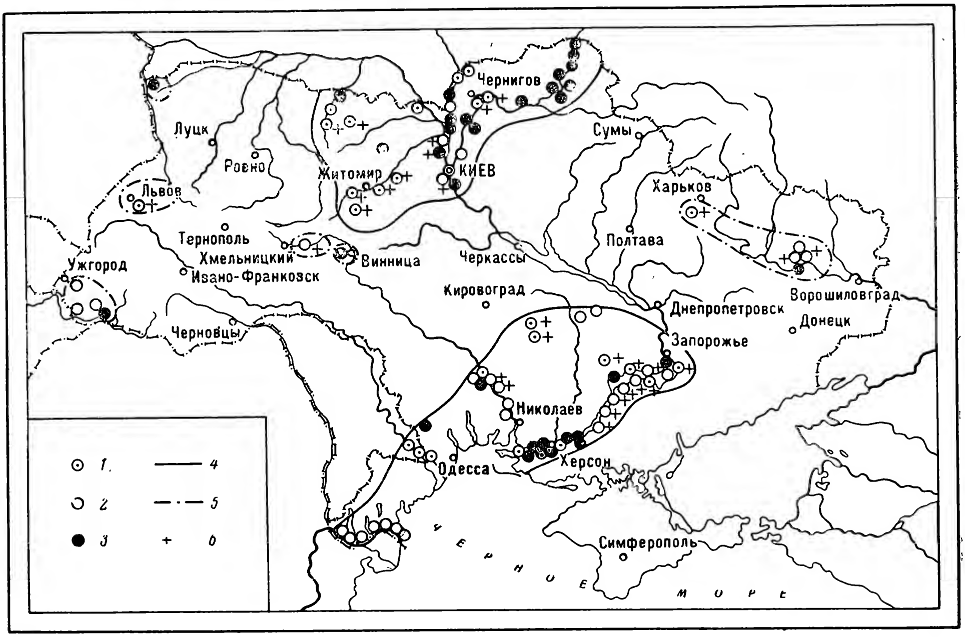
Экология *Trapa natans*

В УССР популяции *T. natans* обычно приурочены к защищенным от волн местам с толщей воды 50—150 (250) см (июль—август). При понижении уровня воды ниже 25 см особи образуют наземные формы. При этом наблюдается цветение, но плоды не созревают. Образование наземных форм, по S. Hejny (1960), представляет собой приспособление вида к перенесению кратковременных неблагоприятных условий. В экотопах, где *T. natans* обитает на глубине более 250—300 см, развитие особей проходит более медленно. В связи с неблагоприятными погодными условиями (холодное дождливое лето) последних лет (1976—1980 гг.) популяции, развивающиеся на значительных глубинах, почти не давали зрелых плодов, что привело к сокращению занимаемых ими площадей.

Согласно Hejny, *T. natans* обычно встречается на песчаных донных отложениях с тонким слоем ила, но может переносить и наличие значительного количества сапропеля. В УССР на песчаных донных отложениях популяции *T. natans* отмечены чаще в новообразованных водоемах (изолированные заливы рек, вновь образованные дельтовые водоемы). В других экотопах они произрастают на илистых донных отложениях.

В искусственных водохранилищах на Днепре популяции *T. natans* на протяжении всей вегетации обитают в условиях значительного колебания уровня воды. Установлено, что растения способны переносить значительные колебания уровня воды только при условии отсутствия полного ее спада.

T. natans встречается обычно в местах, где течение отсутствует. В руслах рек и протоках он концентрируется в заливах, а также произрастает среди видов, уменьшающих влияние на него течения. При образовании локальных течений особи *T. natans* могут уноситься током воды. Это чаще наблюдается в весенний и раннелетний периоды, когда связь особей с грунтом наиболее слабая. В летне-осенний период в местах, где происходит значительное понижение



Распространение *Trapa natans* на Украине.

Местонахождения вида: *1* — по гербарным данным, *2* — по литературным данным, *3* — по данным автора, *4* — предполагаемые границы ареалов северных и южных форм, *5* — границы островных местонахождений, *6* — места исчезнувших популяций.

уровня воды, стебли особей *T. natans* располагаются по дну водоема, к которому прикрепляются и стеблевые корни. В этих случаях особи могут выдерживать более сильные локальные течения.

В литературе накоплено значительное количество сведений относительно химического состава воды и донных отложений водоемов, где произрастает *T. natans* (Gams, 1927; Apinis, 1940; Васильев, 1960; Шилов, Михайлова, 1970; Шилов и др., 1972; Мартыненко, Каим, 1977, и др.). Установлено, что популяции этого вида отрицательно реагируют на наличие в воде известковых соединений (Apinis, 1940). Как одну из причин отсутствия *T. natans* в водоемах среднего течения Дуная Hejny (1960) называет богатое содержание в воде известковых соединений. В УССР подобное явление наблюдается в водоемах среднего течения Днепра, верхнего и среднего течения Южного Буга.

Анализ имеющихся в литературе данных о величинах значений pH в местах произрастания популяций *T. natans* показал, что этот вид может обитать в водоемах с pH от 6.0 до 8.0. В УССР в разных экотопах, где возможно произрастание *T. natans*, наблюдаются следующие величины значения pH: в водоемах болот — 6.0, старицах — 7.2—8.0, межплавневых водоемах (южные районы УССР) — 7.2—8.5 (9) (исследования проводились в августе—сентябре).

Характеристика основных сообществ *Trapa natans*

Значительный интерес представляет ценотическая приуроченность *T. natans* в связи с образованием особями вида закрытых ценозов. При обследовании местопроизрастаний *T. natans* в УССР были выявлены и описаны его сообщества и составлена схема их классификации. Выделена формация Trapeta natantis, включающая 10 групп ассоциаций, 14 ассоциаций и 6 вариантов ассоциаций. При составлении классификационной схемы ценозов *T. natans* в УССР мы пользовались методикой А. П. Шенникова (1941), применяемой многими авторами при описании водной растительности (Распопов, 1968, 1971; Кореликова, 1977, и др.).

Эколого-фитоценотическая классификация ценозов *Trapa natans* в УССР

Тип — водная растительность
Класс формаций — настоящая водная растительность
Группа формаций — растительность с плавающими листьями
Формация Trapeta natantis

№ п. п.	Группа ассоциаций	Ассоциации
1	Trapeta sparganiosa	T. natans — Sparganium erectum
2	Trapeta nupharosa	T. natans+Nuphar lutea
3	Trapeta nymphaeosa	T. natans+Nymphaea alba
		T. natans+N. candida
4	Trapeta nymphoiodosa	T. natans+Nymphoides peltata
5	Trapeta natantis	T. natans
		Вариант с Potamogeton crispus
		» P. perfoliatus
		» P. praelongus
6	Trapeta potamogetonosa	T. natans — Potamogeton lucens
		Вариант с P. perfoliatus
		T. natans — P. pectinatus
		Вариант с Sparganium erectum
7	Trapeta ceratophyllosa	T. natans+Spirodela polyrhiza — Ceratophyllum demersum
		T. natans+Salvinia natans — Ceratophyllum demersum
8	Trapeta spirodelosa	T. natans+Spirodela polyrhiza+Salvinia natans
		Вариант с Azolla caroliniana
9	Trapeta salviniosa	T. natans+Salvinia natans
10	Trapeta azollosa	T. natans+Azolla caroliniana
		T. natans+A. filiculoides

На территории УССР наиболее распространены ценозы монодоминантной ассоциации. Это связано с особенностями строения *T. natans*, которые обусловливают при благоприятных гидрологических условиях формирование закрытых ценозов. Они отмечены в пойменных водоемах, на мелководьях заливов и русел рек, озер, межплавневых водоемов и лиманов. Сообщества занимают площади от 100 до 10 000 м². Встречаются на песчаных донных отложениях с небольшим или с мощным слоем ила, реже — на торфянистых. Сообщества приурочены к глубинам 50—250 (300) см. Общее проективное покрытие ценозов в среднем составляет 80—100%, несколько меньше оно в водоемах древних водотоков и вновь образовавшихся заливах (50—80%). В сообществах с проективным покрытием 1—5 (10)% и постоянством свыше 50% отмечены *Ceratophyllum demersum* L.[1], *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *P. pectinatus* L., *Elodea canadensis* Michx. Кроме этих видов в северных местопроизрастаниях отмечены *Potamogeton lucens* L., *P. praelongus* Wulf., *P. obtusifolius* Mert. et Koch, в южных — *Salvinia natans* (L.) All., *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach, *Najas marina* L., *N. minor* All., *Utricularia vulgaris* L., *Aldrovanda vesiculosa* L., *Azolla caroliniana* Willd., *A. filiculoides* Lam. Наиболее высокая жизненность сообществ (на основе оценки по развитию розеток, их количеству на одном растении, характеру ежегодного плодоношения, расширению зарослей) наблюдается в экотопах изолированных заливов в низовьях рек.

В эколого-ценотическом ряду сообщества монодоминантной ассоциации обычно располагаются между поясами сообществ группы широколиственных рдестов и кувшинковых. В сукцессионном ряду им предшествуют сообщества широколиственных рдестов. При постоянном снижении уровня воды сообщества монодоминантной ассоциации Trapa natans сменяются сообществами с содоминированием видов *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*. В монодоминантной ассоциации Trapa natans отмечено несколько вариантов. Их существование обусловлено наличием видов — экологических реликтов, которые могут успешно развиваться под прикрытием *Potamogeton crispus* L. или видов, образующих в ценозах небольшие плотные куртины (*P. perfoliatus*, *P. praelongus*). Покрытие видов рдеста составляло 15—20%.

---

[1] Названия растений приводятся по «Определителю растений Украины» («Визначник рослин України», 1965) с учетом дополнений и изменений, приведенных С. К. Черепановым (1981).

Более распространенными по сравнению с другими являются ассоциации Trapa natans+Nuphar lutea, Trapa natans+Nymphaea alba, Trapa natans+Nymphaea candida. Белокувшинково-водноореховые и чистобелокувшинково-водноореховые ассоциации отмечены чаще в северных районах УССР. В южных районах ценозы ассоциации Trapa natans+Nymphaea candida не встречаются. Это связано с тем, что южная граница распространения *Nymphaea candida* J. et C. Presl проходит в лесостепной части УССР. В литературе имеются разноречивые сведения относительно конкурентных взаимоотношений *Trapa natans* с кувшинковыми. В. Н. Васильев (1960) отмечает, что *T. natans* при наличии более глубоких мест обычно уходит на глубину от сообществ кувшинковых. Ю. В. Артемов (1974) указывает, что *T. natans* может подавлять кувшинковые. Hejny (1960) утверждает, что этот вид вступает в содоминирование с кувшинковыми на тех глубинах, где жизненность кувшинковых ослаблена. Наши наблюдения показали, что на глубинах свыше 200—250 см *T. natans* успешно конкурирует с кувшинковыми, если в сообществах представлен только один вид последних. В условиях, когда *Nuphar lutea* (L.) Smith обитает вместе с *Nymphaea alba* L. или *N. candida*, *Trapa natans* исчезает из сообществ или реже концентрируется в местах, свободных от пластинок листьев кувшинковых. Сообщества указанных трех ассоциаций чаще всего отмечены в пойменных озерах, старицах, водоемах болот (в последних чаще Trapa natans+Nymphaea candida), занимают площади от 100 до 5000 м². Приурочены к глубинам 150—200 см. Общее проективное покрытие травостоя составляет 100%. В конце лета наблюдается перекрытие листьев. Покрытие доминантного вида в кубышково-водноореховой ассоциации составляет 60—80 и содоминанта — 20—30%, в белокувшинково-водноореховой и чистобелокувшинково-водноореховой — соответственно 75—80 и 30—50, 30—60 и 30—40%.

В составе ценозов с постоянством свыше 50% отмечали: в северных местопроизрастаниях — *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton praelongus*, *Spirodela polyrhiza*, *Myriophyllum verticillatum* L., *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze, *Potamogeton lucens*, *P. obtusifolius*, в южных (асс. Trapa natans+Nymphaea alba) — *Ceratophyllum demersum*, *Spirodela polyrhiza*, *Salvinia natans*, *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Najas marina*, *Potamogeton nodosus* Poir., *P. pectinatus*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Potamogeton natans* L., *Utricularia vulgaris*, *Stratiotes aloides* L., единично — *Aldrovanda vesiculosa*. Проективное покрытие видов составляло в среднем 10—15 (25)%. Более плотный подводный травостой был отмечен в кубышково-водноореховых ценозах. В эколого-ценотическом ряду сообщества названных ассоциаций располагаются между поясами растительности, образованной монодоминантными группировками *T. natans* и кувшинковых. В сукцессионном ряду им предшествуют монодоминантные группировки *T. natans*. Сменяют сообщества ценозы с доминированием свободноплавающих или погруженных видов.

Сообщества ассоциации Trapa natans+Nymphoides peltata обычно отмечены в местах, где жизненность *T. natans* вследствие уменьшения уровня воды понижена. На Украине, вероятно, проходит северная граница распространения сообществ данной ассоциации. Как указывает Hejny (1960), *T. natans* и *Nymphoides peltata*, имея значительные экологические различия, произрастают совместно только на ограниченных территориях, а на более обширных — преобладает, как правило, один из видов. Ценозы ассоциации Trapa natans+Nymphoides peltata в северных местопроизрастаниях отмечены на участках с глубиной воды 50—100 (150) см и размещены у берегов пойменных водоемов на песчаных с небольшим слоем ила местах, занимают площади 100—5000 м². Общее проективное покрытие ценозов — 100, *T. natans* — 50—60, *N. peltata* — 40—50%. Летом наблюдается перекрывание пластинок листьев. В составе ценозов с покрытием 1—5% отмечены *Potamogeton lucens*, *P. crispus*, *Ceratophyllum demersum*, *Najas marina*, *N. minor* (постоянство 50%). В южных местопроизрастаниях по видовому составу ценозы беднее и приурочены к меньшим глубинам (до 50 см). В составе ценозов с покрытием до 5% отмечены *Potamogeton pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Azolla caroliniana*, *Salvinia natans* (постоянство 50%). В эколого-ценотическом ряду сообщества ассоциации Trapa natans+Nymphoides peltata размещены между поясом прибрежно-водных группировок и поясом кувшинковых. В сукцессионном ряду ценозам охарактеризованной ассоциации предшествуют монодоминантные группировки *T. natans*. Сменяются сообщества ценозами болотноцветниковой ассоциации.

Виды рдеста в сообществах *T. natans* исследователи отмечали довольно часто, особенно *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus* и *P. natans*. В эколого-ценотическом ряду пояс рдестов обычно располагается за поясом *T. natans*. Но при понижении уровня воды, особенно в замкнутых экотопах, *T. natans* может занимать места произрастания рдестов. Образуются контактные группировки, или же рдесты начинают выступать в роли экологических реликтов, что зависит от интенсивности понижения уровня воды и скорости расселения *T. natans*. Наличие названных и других видов рдеста в сообществах *T. natans* находится в зависимости от типа экотопа и его географического размещения. *Potamogeton crispus* и *P. perfoliatus*, как замечает Hejny (1960), образуют самостоятельные группировки с *T. natans* в старицах рек. В северных местопроизрастаниях *T. natans* образует сообщества с *P. lucens* (Гущина, 1970; Мартыненко, Каим, 1977). *P. pectinatus* и другие узколистные рдесты чаще встречаются в сообществах *T. natans*, размещенных в южных районах (Михайлова, 1940; Доброхотова, 1940; Поляков, 1947; Шехов, 1972; Смирнова-Гараева, 1972, и др.). В УССР *P. perfoliatus* в сообществах *T. natans* отмечен по сравнению с другими видами рдеста на бóльших глубинах (200—250 см). Значительного обилия *P. perfoliatus* не имеет и при понижении уровня воды начинает испытывать угнетение со стороны *T. natans*. В открытых водоемах и при отсутствии видов-конкурентов (*P. lucens*, *P. praelongus*) этот вид, как и *P. crispus*, может входить в состав сообществ *T. natans*. Следует отметить также, что сообщества *T. natans* со значительным обилием рдестов наблюдаются в местах, где имеет место небольшое течение, ограничивающее развитие *T. natans*.

В группе ассоциаций Trapeta potamogetonosa в УССР выделяем две ассоциации: Trapa natans—Potamogeton lucens и Trapa natans—Potamogeton pectinatus. Сообщества первой отмечены чаще в северных районах — в пойменных озерах Десны, второй — в южных и северных — в пойменных озерах, а также на мелководьях новообразованных дельтовых водоемов. Приурочены эти ассоциации к илисто-песчаным донным отложениям, занимают площади 500—25 000 м^2. Общее проективное покрытие сообществ составляло 80—100, *T. natans* — 60—80 и 50—70, *P. lucens* — 20—30 (35), *P. pectinatus* — 20—30%. Ассоциация Trapa natans—Potamogeton lucens характеризовалась бóльшим количеством видов из группы погруженных, чем T. natans—P. pectinatus.

В эколого-ценотическом ряду сообщества размещены между группировками прибрежно-водных растений и поясом кувшинковых. В сукцессионном ряду сообществам предшествуют группировки соответствующих содоминантов или чаще кувшинковых. Сменяются они группировками прибрежно-водной растительности. На более глубоких местах в сообществах ассоциации Trapa natans—Potamogeton lucens отмечали *P. perfoliatus* с покрытием 10—15%. В связи с этим мы выделяем вариант ассоциации с данным видом.

Очень часто сообщества Trapa natans—Potamogeton pectinatus образуют контактные полосы со *Sparganium erectum* L. и *Typha angustifolia* L. В ряде случаев *S. erectum* размещается в сообществах небольшими куртинами с покрытием 15—25%. Эти группировки мы относим также к вариантам данной ассоциации. В составе сообществ ассоциации Trapa natans—Potamogeton lucens с проективным покрытием 5—7 (10)% были отмечены *Ceratophyllum demersum*, *Spirodela polyrhiza*, *Lemna trisulca* L. (постоянство 50%), в составе ассоциации Trapa natans—Potamogeton pectinatus с проективным покрытием 1—5 (7)% — *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton perfoliatus*, *Najas marina* (постоянство 75%).

Группа ассоциаций Trapeta ceratophyllosa представлена в УССР ассоциациями Trapa natans+Spirodela polyrhiza — Ceratophyllum demersum и Trapa natans+Salvinia natans — Ceratophyllum demersum. Ценозы первой свойственны южным и северным местопроизрастаниям, второй — только южным. Сообщества обеих ассоциаций отмечены у берегов на илистых донных отложениях в местах с глубиной воды 50—100 (120) см и занимают площади 500—10 000 м². Общее проективное покрытие ценозов составляло 90—100%. *T. natans* в ценозах ассоциации Trapa natans+Spirodela polyrhiza — Ceratophyllum demersum составляло 50—60, ассоциации Trapa natans+Salvinia natans — Ceratophyllum demersum — 40—50, содоминанты соответственно составляли 20—25 и 15—20, 25—30 и 20—25%. В составе ценозов ассоциации Trapa natans+Spirodela polyrhiza — Ceratophyllum demersum, кроме общих для всех группировок видов (*Lemna minor* L., *L. trisulca*, *Hydrocharis morsus-ranae*), в южных местах произрастания отмечались *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Batrachium circinatum*, *Najas marina*, *Salvinia natans*, *Azolla caroliniana*, *A. filiculoides*, *Aldrovanda vesiculosa* (постоянство 75%), в северных — *Polygonum amphibium* L., *Potamogeton praelongus*, *P. compressus* L., *Elodea canadensis* (постоянство 50%).

В составе ценозов ассоциации Trapa natans+Salvinia natans — Ceratophyllum demersum отмечено по сравнению с ценозами предыдущей ассоциации меньше видов (*Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*, *Najas marina*, *Lemna trisulca*, *L. minor*, *Potamogeton perfoliatus*) (постоянство 75%). В эколого-ценотическом ряду ценозы данной ассоциации размещены между группировками прибрежно-водных растений и поясом кувшинковых. В сукцессионном ряду указанным сообществам предшествуют группировки *T. natans* с кувшинковыми.

Ценозы ассоциации Trapa natans+Spirodela polyrhiza+Salvinia natans (группа асс. Trapeta spirodelosa) отмечены на глубинах 150—250 см и приурочены к местам с илистыми донными отложениями. Занимают площади до 10 000 м². Общее проективное покрытие составляло 100%. Среди видов с постоянством свыше 50% в ценозах можно назвать *Myriophyllum verticillatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor*, *Potamogeton perfoliatus*, *Najas marina* (постоянство 75%). В южных местопроизрастаниях в ценозах данной ассоциации отмечали *Azolla caroliniana*. Иногда этот вид был представлен с проективным покрытием 15—25%. В связи с этим мы выделяем вариант данной ассоциации с *Azolla caroliniana*. Для данных группировок характерно наличие контактных полос с прибрежно-водными видами.

Группа ассоциаций Trapeta sparganiosa в УССР представлена ассоциацией Trapa natans—Sparganium erectum. Ряд авторов отмечают их распространение чаще на юге СССР (Доброхотова, 1940; Михайлова, 1940; Зеров, 1961, 1971). Сообщества приурочены к участкам с илисто-песчаными донными отложениями и глубиной воды 50—100 см, занимают площади 100—500 м². Они являются одними из первых ценозов, занимающих свободные мелководные участки вновь образованных и изолированных заливов и чаще отмечены в местах, которые для *Sparganium erectum* еще глубоки, а для *T. natans* уже мелки.

Сообщество имеет ярко выраженную мозаичность. Общее проективное покрытие ценозов данной ассоциации 80—90 (100), *Trapa natans* — 40—60, *Sparganium erectum* — 20—40%. В составе ценозов с постоянством свыше 50% отмечали *Myriophyllum verticillatum*, *Najas marina*, менее 50 — *Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*. Проективное покрытие видов в среднем составляло 1—5 (7)%. На поверхности воды с постоянством около 100% и проективным покрытием до 10% встречались *Salvinia natans*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*. Сообщества образуют контактные группировки с прибрежно-водными видами. В эколого-ценотическом ряду сообщества ассоциации Trapa natans—Sparganium erectum размещены между группировками прибрежно-водных растений и поясом монодоминантных группировок *T. natans*. В сукцессионном ряду сообществам названной ассоциации предшествуют монодоминантные группировки *T. natans*. Сменяют данные сообщества группировки *Sparganium erectum*.

Группа ассоциаций Trapeta salviniosa также представлена ценозами единственной ассоциации Trapa natans+Salvinia natans. В УССР отмечена нами на крайнем юге, в низовьях рек Днепра, Днестра, Южного Буга, Дуная. Для водоемов низовья Днестра данную ассоциацию описывает Н. В. Смирнова-Гараева (1972), для дельты Волги — Л. Н. Михайлова (1940). Сообщества характерны для замкнутых или защищенных от волн акваторий, занимают площади от 500 до 10 000 м². Приурочены к илистым донным отложениям с глубиной воды 50—

150 (200) см. Общее проективное покрытие ценозов составляет 100, *T. natans* — 40—50, *Salvinia natans* — 30—40%. Кроме доминантов, на поверхности воды с постоянством 75% отмечали *Azolla caroliniana*, *A. filiculoides*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*.

Проективное покрытие данных видов в среднем составляло 1—5%. С постоянством 50% в подводном ярусе отмечали *Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, *P. perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Batrachium circinatum*, *Utricularia vulgaris*, *Najas marina*. Проективное покрытие этих видов в среднем составляло 5—7%. Ценозы данной ассоциации отличаются наибольшим числом видов. В эколого-ценотическом ряду сообщества данной ассоциации расположены между группировками прибрежно-водных растений или группировками кувшинковых и монодоминантными группировками *T. natans*. В сукцессионном ряду им предшествуют монодоминантные группировки *T. natans*, а сменяют сообщества *Salvinia natans* с погруженными прикрепленными ко дну видами. Для ценозов ассоциации Trapa natans+Salvinia natans очень характерно наличие контактных группировок с *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*, *Typha angustifolia*, *Sparganium erectum*, *Scirpus lacustris* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.

Группа ассоциаций Trapeta azollosa в УССР представлена ценозами двух ассоциаций Trapa natans+Azolla caroliniana и Trapa natans+Azolla filiculoides. Они отмечены только в водоемах долины нижнего течения Дуная. Сообщества приурочены к участкам с илистыми донными отложениями и глубиной воды 150—250 см. Занимают площади до 5000 м². Наблюдается также приуроченность данных сообществ (особенно асс. Trapa natans+Azolla filiculoides) к защищенным от волн местам. Как показали исследования (Дубина, Протопопова, 1980), группировки с участием *Azolla caroliniana* и *A. filiculoides* ценотически близки, но при оптимальных условиях произрастания *A. caroliniana* как ценозообразователь выступает более сильно, чем *A. filiculoides*. Общее проективное покрытие травостоя составляет 100%. Наблюдается перекрывание листьев. Покрытие *T. natans* в первой ассоциации составляет 50—60, во второй — 70—80, содоминантов — соответственно 30—40 и 20—30%. В составе сообществ с постоянством свыше 50% и проективным покрытием 2—5 (10)% отмечали *Ceratophyllum demersum*, *Najas marina*, *Spirodela polyrhiza*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Salvinia natans*. В эколого-ценотическом ряду сообщества размещены между группировками прибрежно-водных растений и поясом кувшинковых. В сукцессионном ряду им предшествуют группировки кувшинковых.

Кроме охарактеризованных группировок, *T. natans* как содоминант с проективным покрытием 25—30 (50)% входит в состав сообществ, образованных другими видами высших водных растений. Наиболее часто вид содоминирует в сообществах, образованных *Nymphaea alba*, *N. candida*, *Nuphar lutea*, *Nymphoides peltata*. Обычно он встречается в контактных группировках с *Typha angustifolia*, *Sagittaria sagittifolia* L., *Scirpus lacustris*. В ряде случаев может выступать также как экологический реликт в сообществах, образованных видами рода *Potamogeton* L.

Особенности ценозов *T. natans* северных мест произрастания УССР состоят в том, что здесь в большем количестве, чем в других местах, имеются виды, характерные для Полесья (*Potamogeton lucens*, *P. praelongus*, *P. compressus*, *Utricularia vulgaris*, *Batrachium aquatile* (L.) Dumort.). Эти же виды отмечены в сообществах *T. natans* в БССР и РСФСР. В западных местах обитания следует отметить *Marsilea quadrifolia* L., в южных — *Aldrovanda vesiculosa*, *Azolla caroliniana*, *A. filiculoides* при большем участии, чем в других районах, *Salvinia natans*.

Охрана сообществ *Trapa natans*

В работах о *T. natans* большое внимание уделяется вопросам причин сокращения его современного ареала. В настоящее время многие авторы придерживаются мнения Васильева (1960), который называет ряд причин этого процесса: зарастание или высыхание водоемов; отсутствие агентов распространения плодов; понижение средних летних температур; сокращение вегетационного периода; конкуренция со стороны других водных растений; истребление человеком; изменение химизма водоемов. Как показали наши исследования, на Украине ведущим фактором, влияющим на сокращение площадей, занятых сообществами *T. natans*, является понижение уровня воды в водоемах вследствие мелиорации и их загрязнение. Нами установлено, что за последние 30 лет площади, занятые *T. natans*, сократились в 2 раза. Это обусловливает необходимость проведения неотложных мероприятий по сохранению сообществ вида путем частичного или полного устранения действия названных факторов в местах массового распространения водяного ореха. Одним из важных способов охраны сообществ высшей водной растительности, как и других типов, является создание заповедников и заказников. Несмотря на значительное количество имеющихся на Украине охраняемых объектов, среди них отсутствуют такие, где бы главными объектами охраны были сообщества водной растительности. В УССР сообщества *T. natans* охраняются на территориях Черноморского и Дунайского государственных заповедников, а также государственных заказников «Днепровские пороги» (южная часть о. Хортица, Запорожская обл.) и «Бакайский» (верхняя часть Днепровского лимана, Херсонская обл.). В некоторых местах сообщества *T. natans* находятся вблизи охраняемых территорий, но не входят в нее (Полесский государственный заповедник, Житомирская обл.; государственные заказники «Великодобронский» и «Черная гора», Закарпатская обл.). В ботанических заказниках сообщества *T. natans* не представлены. Не имеют охранного режима несколько крупных местообитаний *T. natans* в Черниговской (долина Десны) и Херсонской (плавни Днепра) областях, представляющие интерес как наиболее сохранившиеся северные и южные группировки водяного ореха в республике. Значительный интерес представляют также западные местонахождения *T. natans* в Закарпатской обл. и единственное сохранившееся восточное местопроизрастание его в Ворошиловградской обл. Кроме *T. natans*, в названных пунктах отмечены редкие виды *Nymphoides peltata*, *Marsilea quadrifolia*, *Salvinia natans*, *Aldrovanda vesiculosa* и сокращающие распространение виды — *Nymphaea alba*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Najas minor*, *Vallisneria spiralis* L. и др.

За просмотр и помощь при подготовке статьи выражаю глубокую признательность сотруднице Института гидробиологии АН УССР И. Л. Кореляковой.

ЛИТЕРАТУРА

Артемов Ю. В. (1974). Водяной орех (*Trapa natans* L. s. l.) в Окском заповеднике. Тр. Окск. гос. заповед., 10. — Балашов Л. С., Мошкова Н. А. (1973). Синузии водорослей водяного ореха (*Trapa rossica* V. Vassil.) в пойме р. Уборти. Укр. бот. ж., 30, 3. — Бережной И. В. (1977). Макрофиты Шацкого природного комплекса и особенности их экологии. В кн.: I Всес. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Борок, Наукова думка. — Васильев В. Н. (1960). Водяной орех и перспективы его культуры в СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Визначник рослин України. (1965). Київ, Урожай. — Гущина Е. П. (1970). К распространению *T. natans* L. s. l. в Рязанской области. Уч. зап. Рязан. гос. пед. инст., 106. Рязан. обл. изд. — Доброхотова К. В. (1940). Ассоциации высших водных растений как фактор роста дельты Волги. Тр. Астрахан. гос. заповед. им. В. И. Ленина, 3. — Дубина Д. В., Протопопова В. В. (1980). Нові для флори СРСР види водяних папоротей з родини *Azollaceae*. Укр. бот. ж., 37, 5. — Дубина Д. В., Семеніхіна К. А. (1978). *Trapa natans* L. на Десні. Укр. бот. ж., 35, 4. — Зеров К. К. (1961). Водная растительность Килийской дельты Дуная. Тр. Инст. гидробиол., 36. — Зеров К. К. (1971). Рослинність Дніпровсько-Бузького лиману і можливий вплив на неї забирання дніпрової води. В кн.: Дніпровсько-Бузький лиман. Київ, Наукова думка. — Комендар В. І. (1973). Водна й прибережна рослинність у водоймах Ужгородського та Берегівського районів. В кн.: Про охорону природи Карпат. Ужгород, Карпати. — Корелякова І. Л. (1963). Екологічна характеристика водної рослинності Верхнього Дніпра. В кн.: Питання екології і ценології водних організмів Дніпра. Київ, Вид. АН УРСР. — Корелякова И. Л. (1977). Растительность Кременчугского водохранилища. Киев, Наукова думка. — Мартыненко В. П., Каим Л. Г. (1977). Водяной орех (*Trapa natans* L.) в Белорусском Поозерье. В кн.: Ботаника, 19. — Михайлова Л. Н. (1940). К экологии и биологии чилима (*Trapa* L.) в дельте Волги. Тр. Астрахан. гос. заповедн. им. В. И. Ленина, 3. — Мулярчук С. О. (1965). Рослинність Наддеснянської вододільної рівнини. Укр. бот. ж., 22, 2. — Поляков П. П. (1947). Прибрежная водная растительность оз. Зайсан. Вестн. АН КазССР, 3. — Распопов И. М. (1968). Высшая водная растительность Ладожского озера. В кн.: Растительные ресурсы Ладожского озера. Л., Наука. — Распопов И. М. (1971). Макрофиты Онежского озера. В кн.: Растительный мир Онежского озера. Л., Наука. — Рогович А. С. (1855). Обозрение сосудистых и полусосудистых растений, входящих в состав флоры губерний Киевской, Черниговской и Полтавской. Киев, Изд. Киев. гос. унив. — Смирнова-Гараева Н. В. (1972). Водяной орех на Днестре. Охрана природы Молдавии, 9. — Черепанов С. К. (1981). Сосудистые растения СССР. Л., Наука. — Шенников А. П. (1941) Луговедение. Л., Изд. ЛГУ. — Шехов А. Г. (1972). Экологические особенности растений кубанских лиманов. Экология, 3. — Шилов М. П., Михайлова Т. Н. (1970). Экологические и фитоценотические особенности водяного ореха (*Trapa natans*) в пойменных водоемах Владимирской области. Экология, 1, 5. — Шилов М. П., Михайлова Т. Н., Локтионов Е. Г. (1972). Водяной орех (*Trapa natans* L. s. l.) во Владимирской области. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3. — Apinis A. (1940). Untersuchungen über die Ökologie der *Trapa* L. 11. Teil. Bedingungen der Keimung und Entwicklung der Pflanze. Acta Horti Bot. Univ., Riga, 13, 1—3 — Gams H. (1927). Die Gattung *Trapa* L. In: Die Pflanzenareale, 3. Jena. — Hejny S. (1960). Ökologische Charakteristik der Wasser und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebenen. Bratislawa.

Институт ботаники
им. М. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 3 VII 1979.

УДК 581.331.2 : 579

Д. Б. Архангельский

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКАЯ ИКОНОТЕКА, ЕЕ ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

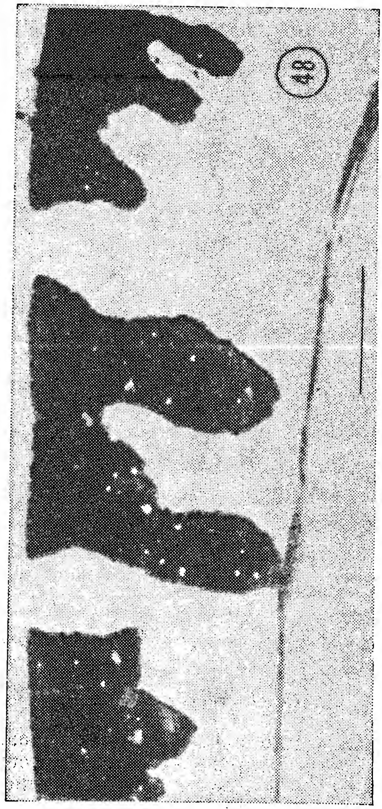
D. B. ARKHANGELSKY. PALYNOLOGICAL ICONOTHECA, ITS AIMS AND TASKS

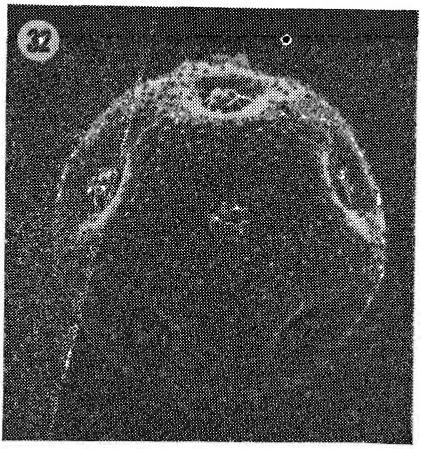
В целях систематизации опубликованного палиноморфологического материала по современным и ископаемым цветковым растениям создана обширная коллекция изображений их пыльцевых зерен. Рассматриваются возможности практического использования материалов коллекции палинологами и систематиками при решении вопросов палинотаксономии и филогении различных таксономических групп современной флоры земного шара.

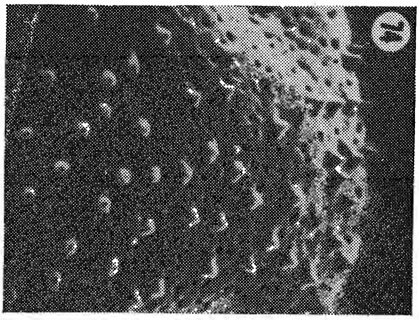
Как особый термин «иконотека» в применении к палинологическим объектам впервые упоминается в работах Л. А. Куприяновой (1959) и G. Erdtman (1969).

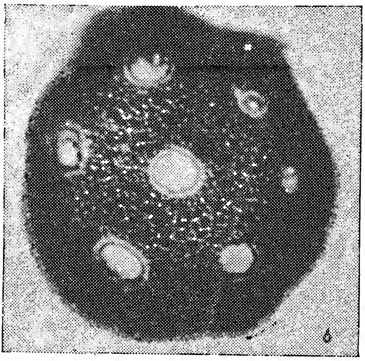
Палинологическая иконотека (Iconotheca Palynologica) — собрание изображений палинологических объектов. Такая коллекция создана нами в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. Она включает несколько разделов, соответствующих основным группам современного растительного мира (моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные, голосемянные и покрытосемянные), и геохронологическим отделам — отложения различного геологического возраста: палеопалинофлоры палеоген-неогена, четвертичного возраста, палеопалинофлора мезозоя (мел, юра), палеопалинофлора триаса и палеозойская палеопалинофлора (растительные остатки: цисты водорослей, споры грибов, мхов, плаунов и т. д., пыльцевые зерна голосемянных и покрытосемянных растений).

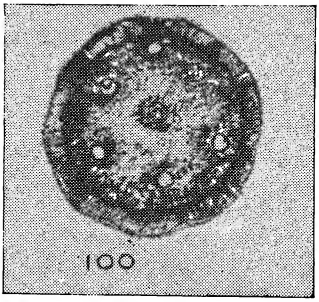
В своей работе на данном этапе мы сосредоточили внимание главным образом на палинологическом материале современных групп растений и прежде всего на иконотеке пыльцевых зерен цветковых растений. Подобная работа по спорам и пыльцевым зернам других групп растений — дело будущего, и в настоящее время для создания их иконотеки проводится в основном сбор литературных данных в том виде, в каком они будут приемлемы при дальнейшей работе по составлению иконотеки (микрофильмы, фотокопии, картотека). За 15 лет с момента начала работы по сбору и составлению иконотеки был разработан план и определен порядок обработки литературных сведений (картотека публикаций, картотека таксонов, картотека изображений, журнал алфавитного указателя семейств, родов, видов, подвидов, вариаций; палинотаксономические сводки). В основе расположения материала используется система цветковых растений, разработанная А. Л. Тахтаджяном (1966, 1970; Takhtajan, 1980). Каталог иконотеки и сама иконотека расположены в алфавитном порядке для удобства быстрого нахождения любого таксона.



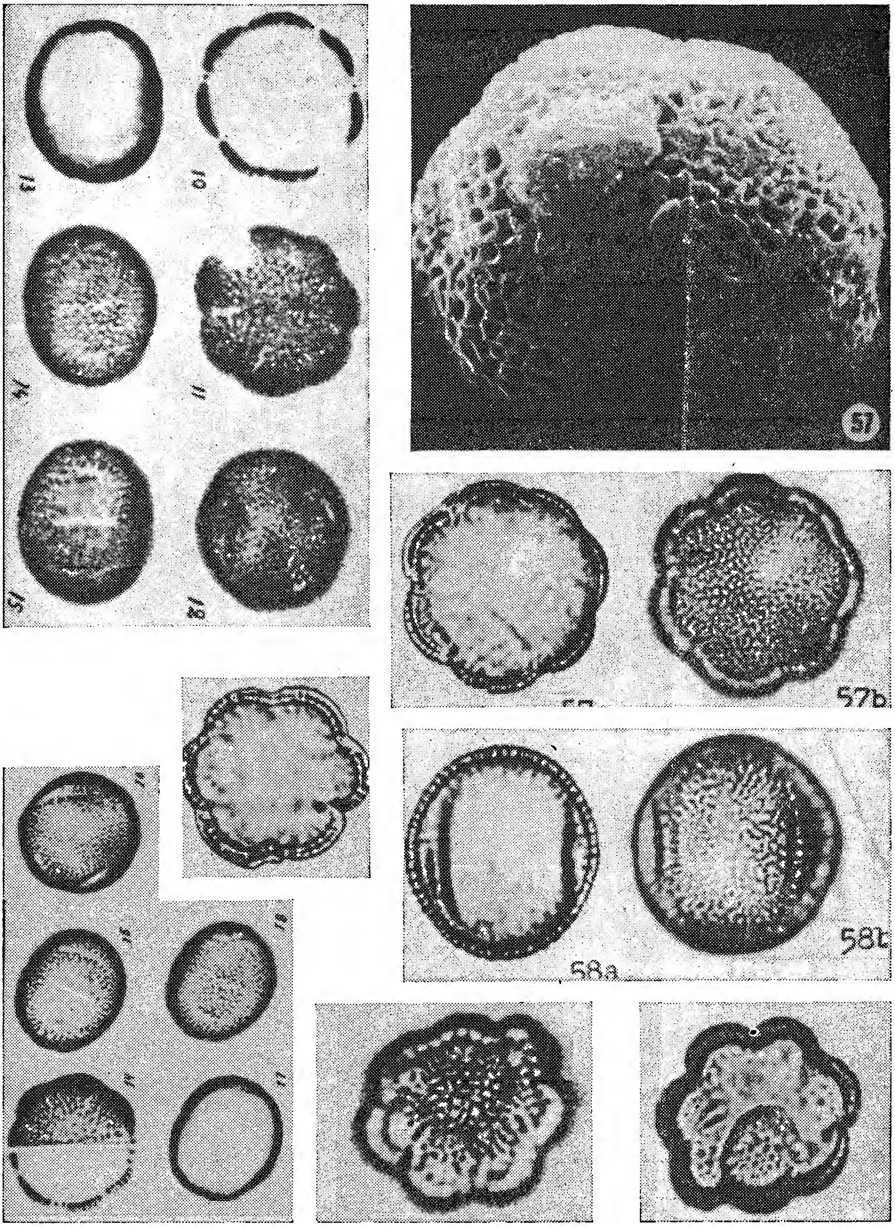








Caryophyllaceae
Cerastium alpinum L.
Erdtman (1943) p. 81, Pl. VI, fig. 100.
Erdtman (1959) Pl. II, fig. 6.
Nowicke (1975) p. 63, Pl. VI, fig. 32;
p. 73, Pl. XIII, fig. 74.
Skvarla a. Nowicke (1976) p. 75, fig. 48.



Chloranthaceae
Chloranthus japonicus Sieb.
Kuprianova (1967) Pl. I, fig. 1—3.
Агабабян (1968 а) стр. 160, Табл. 11, фиг. 13—17.
Агабабян (1968 в) Табл. 1, фиг. 14—18.
Агабабян (1973 б) Табл. 14, фиг. 10—15.
Shimakura (1973) Pl. 10, fig. 57—58.
Walker (1974) p. 1132, fig. 57.
Куприянова (1981) Рис. 6, фиг. 1—3.

Иконотека пыльцевых зерен современных цветковых растений в настоящее время охватывает сведения более чем из 1300 отечественных и зарубежных публикаций. В иконотеке представлены изображения пыльцевых зерен около 6 тыс. родов и более 20 тыс. видов. Материал иконотеки распределяется по 485 семействам, в том числе сюда входят все семейства, когда-либо устанавливавшиеся в этом ранге. Примерные образцы палинокарт видов растений, собранных в иконотеке (размер 20×27 см), и заполненных стандартных каталожных карточек представлены на с. 688, 689.

При составлении иконотеки прежде всего учитываются и обрабатываются те источники, в которых имеются изображения пыльцевых зерен. Публикации, содержащие только описания таксонов, могут быть привлечены лишь дополнительно по мере работы с материалом иконотеки.

Значение иконотеки очевидно и неоспоримо. Ее создание преследует цель собрать всю доступную палинологическую литературу, выяснить объем палинологической информации и систематизировать исследованный до настоящего времени материал по различным группам, определить уровень, на котором исследована та или иная интересующая нас группа растений. Инвентаризация опубликованных изображений даст возможность выявить задачи, которые, видимо, и следует решать с помощью иконотеки для целей практического ее использования и определения роли палинологических данных для систематики и филогении различных таксономических групп. Создание иконотеки облегчит

Объем некоторых семейств в системе и в иконотеке

№ п. п.	Семейство и его номер по системе А. Л. Тахтаджяна (1970)	Число родов и видов	
		в системе	в иконотеке
1	(1) *Magnoliaceae*	12, 210	11, 63
2	(18) *Lauraceae*	50, 2000	29, 78
3	(25) *Nymphaeaceae*	5, 60	5, 31
4	(34) *Ranunculaceae*	45, 2000	41, 348
5	(40) *Berberidaceae*	11, 650	11, 49
6	(41) *Papaveraceae*	26, 450	25, 207
7	(50) *Hamamelidaceae*	24, 100	24, 59
8	(60) *Fagaceae*	11, 900	11, 130
9	(61) *Betulaceae*	6, 130	6, 118
10	(65) *Juglandaceae*	9, 70	9, 59
11	(80) *Caryophyllaceae*	80, 2100	45, 126
12	(83) *Polygonaceae*	40, 900	34, 176
13	(84) *Plumbaginaceae*	15, 500	11, 60
14	(86) *Dilleniaceae*	18, 530	11, 21
15	(96) *Theaceae*	29, 550	22, 47
16	(111) *Violaceae*	16, 850	4, 28
17	(122) *Cucurbitaceae*	120, 1000	87, 161
18	(124) *Begoniaceae*	5, 820	2, 10
19	(147) *Diapensiaceae*	6, 18	5, 7
20	(168) *Euphorbiaceae*	290, 7500	182, 357
21	(173) *Thymelaeaceae*	54, 775—800	53, 236
22	(204) *Rosaceae*	115, 3000	75, 294
23	(209) *Fabaceae*	490, 12000	115, 429
24	(210) *Connaraceae*	24, 400	15, 55
25	(236) *Rutaceae*	150, 1600	38, 73
26	(244) *Sapindaceae*	140, 1600	44, 88
27	(264) *Geraniaceae*	8, 800	5, 59
28	(279) *Cornaceae*	15, 110	11, 41
29	(289) *Araliaceae*	70, 850	29, 85
30	(290) *Apiaceae*	300, 3000	162, 421
31	(295) *Celastraceae*	58, 850	23, 61
32	(301) *Rhamnaceae*	60, 900	27, 57
33	(323) *Dipsacaceae*	10, 280	9, 44
34	(366) *Campanulaceae*	40, 800	31, 134
35	(374) *Asteraceae*	1000, 20 000	288, 1097
36	(377) *Alismataceae*	13, 70	11, 44
37	(390) *Liliaceae*	170, 2500	97, 338
38	(432) *Poaceae*	700, 8—10 000	115, 246
39	(433) *Arecaceae*	240, 3400	81, 123
40	(439) *Typhaceae*	1, 15	1, 8

поиски необходимой литературы, определит круг имеющихся сведений по тому или иному вопросу, касающемуся исследуемой группы, окажет помощь в стандартизации палинологической терминологии, определит предварительно палиноморфологические и палинотаксономические типы в пределах той или иной группы, окажет содействие в выработке кодекса палиноморфологических и палинотаксономических признаков, имеющих первостепенное значение для систематики и филогении.

Иконотека пыльцевых зерен наряду с другими палинологическими материалами (препараты, описания) также предоставляет возможность сравнительного палиноморфологического изучения любой интересующей нас группы растений. Анализ материалов, содержащихся и хранящихся в иконотеке, обнаруживает недостаточную изученность практически любого таксона высшего ранга, а также то, что многие виды, роды и семейства еще ждут своих исследователей (см. таблицу).

Имеющиеся в иконотеке сведения также показывают, что палинологические данные недостаточно полно используются при интерпретации вопросов систематики и филогении, и свидетельствуют о том, что чаще всего приводимые в работах словесные определения типов пыльцевых зерен по характеру их апертур не дают четкой картины родственных отношений в пределах любой группы и ничего не говорят о связях между таксонами высшего ранга. Тем самым искусственно занижается роль палинологических данных в решении проблем таксономии и филогении.

Дальнейшая работа по пополнению иконотеки пыльцевых зерен цветковых растений и создание иконотеки спор и пыльцевых зерен других групп растений крайне необходимы, ибо эти иконотеки несомненно окажут существенную помощь в уточнении определений ископаемых палинологических объектов. Создания иконотеки палеопалинологических материалов следует, очевидно, ожидать от работников палеопалинологических лабораторий геологических учреждений.

На современном этапе развития палинологии внимание палиноморфологов должно быть сосредоточено главным образом на изучении до сих пор совершенно не исследованных и в большинстве случаев монотипных таксонов различного ранга, а также на монографическом исследовании недостаточно полно представленных в иконотеке семейств; нужно изучать в основном не исследованные в палинологическом отношении роды и виды растений.

Иконотека хранится в Ботаническом музее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Мы обращаемся с просьбой к палиноморфологам и другим специалистам, публикующим работы с изображением пыльцевых зерен и спор, присылать оттиски своих работ, особенно если они помещены в редких и малодоступных изданиях.

ЛИТЕРАТУРА

Куприянова Л. А. (1959). Палинологические коллекции, их задачи и организация. Бот. ж., 44, 3. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л., Наука. — Erdtman G. (1969). Handbook of Palynology. Munksgaard, Copenhagen. — Takhtajan A. L. (1980). Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). Bot. Rev., 46, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 I 1981.

УДК 561.271 (282.247.41) (262.81)

А. Ф. Живогляд, Г. А. Кривоносов

О ВИДОВОМ СОСТАВЕ И ПРОДУКТИВНОСТИ ХАРОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ НИЗОВЬЕВ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ И СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

A. F. ZHIVOGLYAD, G. A. KRIVONOSOV. ON THE SPECIFIC COMPOSITION AND THE PRODUCTIVITY OF THE CHAROPHYTA AT THE LOWER REACHES OF THE VOLGA DELTA AND NORTHERN CASPY

Выявлен видовой состав и определена продуктивность харовых водорослей в водоемах низовьев дельты Волги и в прибрежных мелководьях Северного Каспия между устьями Волги и Урала. Отмечается большая роль харовых водорослей как кормовых объектов водоплавающих птиц.

Харовые водоросли относятся к числу наиболее широко распространенных водорослей Каспийского моря и богатых как по числу видов, так и по биомассе (Киреева, Щапова, 1939, 1957а, б). Исследования, проводившиеся указанными авторами в 1934—1938 гг., охватывали северо-восточное и восточное побережья Каспия. Северная часть между устьями рек Волги и Урала обследована не была.

Мы обследовали харовые водоросли низовьев дельты Волги и Северного Каспия в связи с большой концентрацией в их зарослях в течение всего вегетационного периода водоплавающих птиц. Сбор материала проводили с 1963 г. в низовьях дельты и прилежащих к ней ильменно-бугровых районах А. Ф. Живогляд, на мелководьях Северного Каспия — Г. А. Кривоносов. Определяла водоросли в лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Л. К. Красавина, за что авторы выражают ей искреннюю благодарность.

Одним из последствий резкого снижения уровня Каспийского моря в 30-е годы явилось обмеление предустьевого взморья рек Волги и Урала и располагающейся между их устьями акватории Северного Каспия. Уменьшение глубин стало предпосылкой развития водной растительности, формирования зарослей таких растений, как сусак, рдесты, валлиснерия, элодея, наяды и др. Из альгофлоры мощное развитие получили нитчатые зеленые (виды родов *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Hydrodictyon*) и харовые водоросли (виды родов *Chara*, *Nitellopsis* и *Nitella*). Особенно большие площади в указанных районах приходятся в настоящее время на долю харовых водорослей, которые рассматриваются в данной статье.

Водоросли низовьев дельты Волги и ильменно-бугровых районов

К водоемам низовьев дельты Волги, в которых произрастают харовые водоросли, относятся ильмени — замкнутые водоемы надводной дельты, култуки — заливообразные водоемы, располагающиеся между крупными протоками надводной дельты, и авандельта — мелководная зона предустьевого взморья. Последняя разделяется на островную часть, примыкающую к надводной дельте, и открытую авандельту, располагающуюся перед свалом глубин.

Ильмени западного и восточного ильменно-бугровых районов разделяются на две группы. Первая группа ильменей с невысокой минерализованностью воды находится вблизи дельтовых протоков (ильмень Карабулак и др.), вторая — с повышенной минерализованностью воды — в максимальном удалении от дельтовых протоков, вблизи сел Линейное, Басы, Караванное.

Nitellopsis obtusa (Desv.) J. Groves. Встречается в основном по межостровной акватории авандельты Волги и в ильменях западного ильменно-бугрового района, располагающихся вблизи дельтовых протоков. Входит в состав ценозов высших водных растений, а также образует односоставные заросли площадью до нескольких десятков гектаров. Заполняет всю толщу воды водоемов: до 1—1.5 м в авандельте и 2—2.5 — в водоемах западного ильменно-бугрового района. Проективное покрытие растений в зарослях достигает 100%, продуктивность — 100—200 ц/га в воздушно-сухом состоянии.

Chara tomentosa L. Встречается преимущественно в водоемах западного ильменно-бугрового района, характеризующихся повышенной минерализованностью воды. Некоторые из водоемов полностью заполняются этой водорослью. Проективное покрытие — 100%, продуктивность — 100—200 ц/га.

Chara fragilis Desv. Произрастает в небольших мелководных водоемах западного ильменно-бугрового района с различной степенью минерализации воды. Проективное покрытие — 60—100%, продуктивность — 30—100 ц/га.

Chara vulgaris L. и *Ch. uzbekistanica* Hollerb. Широко распространены по мелководьям открытой авандельты (подводные косы, осередки), реже — в водоемах западного и восточного ильменно-бугровых районов. Выдерживают периодическое обсыхание акватории. Оба вида, как правило, входят в состав ценозов высших водных растений: сусака, валлиснерии, элодеи, урути, рдеста пронзеннолистного и других, а также часто образуют односоставные заросли. Оба вида в связи с повышенной минерализованностью воды в местах их произрастания характеризуются сильной ломкостью. Проективное покрытие — 60—100%, продуктивность — 60—100 ц/га.

Chara braunii Gmel. Произрастает в небольших количествах в пресноводных култучных водоемах низовьев дельты Волги. Встречается преимущественно в ценозах водяного ореха, болотноцветника, рдестов.

Nitella hyalina Ag. и *N. mucronata* Miq. Первая произрастает по мелководьям открытой авандельты в ценозах высших водных растений и совместно с другими харовыми водорослями, реже образует односоставные заросли с проективным покрытием от 5 до 20%. Довольно часто встречается в водоемах западного и восточного ильменно-бугровых районов. Вторая характерна для пресноводных култучных водоемов, встречается редко.

Водоросли мелководий Северного Каспия

Акватория Северного Каспия разделяется на мелководья с глубинами до 20 и 20—150 см (Кривоносов, 1979). Первый тип мелководий представляет собой периодически обсыхающую при сгонных ветрах полосу акватории до 3 км шириной. Водная растительность представлена зарослями харовых водорослей, находящихся особенно вблизи берега в угнетенном состоянии. Во втором типе мелководий обнажение дна при сгонных ветрах не происходит. Харовые водоросли являются основным представителем водной растительности в этом типе мелководий, реже встречаются заросли рдеста гребенчатого.

Chara aculeolata Kütz. Широко распространена по мелководьям Северного Каспия от о. Новинского на восток до Трехбратинской косы; образует большие массивы зарослей в несколько сотен квадратных километров. Проективное покрытие — 60—100%, продуктивность — от 20 ц/га при глубине 20—30 см до 150 ц/га при глубине 1—1.5 м. В зарослях концентрируется на кормежке огромное количество водоплавающих птиц.

Chara aspera (Deth.) Wild. В основном приурочена к западной части мелководий Северного Каспия, опресненной протоками дельты Волги, и к восточной части, опресненной р. Урал. В центральной части встречается совместно с другими водорослями. Образует большие массивы зарослей, на которых концентрируется огромное количество водоплавающих птиц. Проективное покрытие — 60—100%, продуктивность — 50—150 ц/га.

Chara canescens Lois. По сравнению с предыдущими видами имеет несколько меньшее распространение. Встречается в районе Забурунской косы. Образует заросли совместно с *Ch. vulgaris*, а также односоставные заросли, занимающие большие площади. Проективное покрытие до 100%, продуктивность — 30—120 ц/га.

Все харовые водоросли, особенно те, которые формируют огромные массивы зарослей, являются прекрасным кормовым объектом водоплавающих птиц. В весеннее время (март—апрель) водоплавающие птицы потребляют в пищу крахмалистые вегетативные почки (клубеньки) и ооспоры, зимующие на дне, а в июле—ноябре питаются талломом водорослей вместе с клубеньками и оospoрами. Максимальный объем харовых водорослей от общего объема содержимого желудков некоторых водоплавающих птиц достигает весной 29, осенью — 57.2% (Русанов, 1979).

Очень высокое естественное воспроизводство харовых водорослей дает возможность увеличения емкости угодий северокаспийского региона при условии сохранения в нем естественных природных условий.

ЛИТЕРАТУРА

Киреева М. С., Щапова Т. Ф. (1939). Донная растительность северо-восточной части Каспийского моря. Бюл. МОИП, отд. биол., 52, 2—3. — Киреева М. С., Щапова Т. Ф. (1957а). Материалы по систематическому составу и биомассе водорослей и высшей водной растительности Каспийского моря. Тр. Инст. океанол., 23. — Киреева М. С., Щапова Т. Ф. (1957б). Донная растительность Красноводского залива. Тр. Инст. океанол., 23. — Кривоносов Г. А. (1979). Прибрежные мелководья Северного и Северо-Восточного Каспия как местообитания водоплавающих и околоводных птиц. В кн.: Природная среда и птицы побережий Каспийского моря и прилежащих низменностей. Баку. — Русанов Г. М. (1979). Питание уток в дельте Волги и его изменения под влиянием преобразований природной среды. В кн.: Природная среда и птицы побережий Каспийского моря и прилежащих низменностей. Баку.

Астраханский государственный заповедник.

Получено 23 XII 1980.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 (94)

И. А. Линчевский

НОВЫЙ АВСТРАЛИЙСКИЙ РОД *MUELLEROLIMON (LIMONIACEAE)*

I. A. LINCZEVSKI. A NEW AUSTRALIAN GENUS *MUELLEROLIMON (LIMONIACEAE)*

Публикуется первоописание монотипного, эндемичного для западной части Австралии рода *Muellerolimon* Lincz. из сем. *Limoniaceae* Lincz. (*Plumbaginaceae* Juss. p. p.). Даются изображение растения и его ареал, а также перечень известных местонахождений, краткие сведения об экологии и некоторые ботанико-географические выводы.

Среди многочисленных растений, которые собрал и описал как новые для науки знаменитый исследователь флоры Австралии F. v. Mueller (1825—1896), есть небольшой кустарничек, найденный им в 1877 г. на крайнем западе Австралии, на засоленном побережье полуострова Перон и гавани Фрейсине в заливе Шарк (Shark-Bay), около 26°30′ ю. ш. и 114° в. д.

Этот кустарничек Mueller (1878) отнес к роду *Statice* L. и описал как *S. salicorniacea* F. Muell.; при этом была установлена новая секция — *Statice* sect. *Arthrolimon* F. Muell.

В дальнейшем оказалось, что это растение встречается на австралийском побережье Индийского океана на протяжении около 1000 км; от залива Шарк — на юге, до порта Хедленд — на севере. Оно было собрано также на некоторых прибрежных островах группы Монте-Белло, архипелага Дампир и др. Только одно из известных мне местонахождений (Наннин, берег соленого озера, В. Фитцжеральд, 1903) относится к внутренней, не прибрежной части западной Австралии и находится на расстоянии около 400 км в глубь от побережья (рис. 1).

Получив благодаря любезности администрации Гербария Британского музея в Лондоне (BM) и Гербариев Ботанических садов в Кью (K), Мельбурне (MEL) и Сиднее (NSW) гербарный материал (включая типовой) по этому виду, я имел возможность познакомиться с его признаками. Я пришел к выводу, что мы имеем здесь дело с особым, эндемичным для Австралии монотипным родом, который я называю в память открывшего его ботаника.

Muellerolimon Lincz. gen. nov. — *Statice* sect. *Arthrolimon* F. Muell. 1878, Fragm. Phytogr. Austral. 11 : 7. — Calyx basi rectus, anguste obconicus, tenuiter membranaceus, subhyalinus, ecostatus, nervis vix distinctis, limbo recto (non reflecto), quinquelobato, lobis obtusiusculis, bracteis arcte amplectentibus omnino occultatus. Corolla parva, ca. 5 mm lg., petalis calycem parum superantibus, subliberis, inferne tantum inter se breviter, fere ad dimidium altitudinis ovarii, connatis, post anthesin non corculatis. Filamenta glabra, plana, taeniiformia, sublibera, inferne valde, usque ad latitudinem unguorum petalorum, dilatata et hic cum petalis breviter connata. Antherae parvae, ca. 0.5 mm in diam., ambitu suborbiculatae, loculis late ovatis, rotundatis. Styli subtaeniiformes, basi lamelliformiter dilatati, valde approximati sed liberi, apicem versus sensim angustati, subgeniculato-flexuosi, stigmatibus haud longis, subcylindrico-clavatis, eximie tortiliter curvatis terminati. Ovarium oblongum, subfusiforme, eximie-pentagonum, apice attenuato-angustatum, ca. 1.5 mm lg. — Planta perennis, fruticulosa, habitu *Salicorniae* speciebus persimilis, caulibus ramisque aphyllis, articulatis,

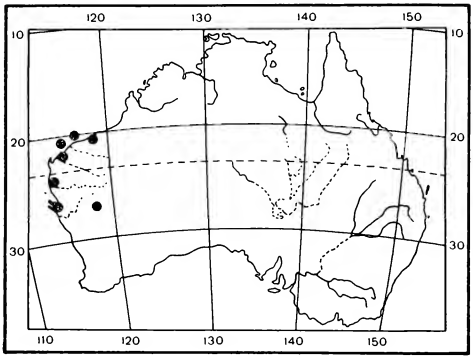


Рис. 1. Ареал *Muellerolimon salicorniaceum*.

haud altis, 15—40 (90) cm alt., griseoloviridulis, articulato-ramosis, sat tenuis, 2—4 mm in diam., squamis brevibus deltoideis ad nodos cinctis, foliis radicalibus nullis, floribus albis (e collectoris), parvis, haud numerosis, in spiculis bifloris ad apicem ramorum distiche spiciformiter dispositis (рис. 2).

Typus generis: **Muellerolimon salicorniaceum (F. Muell.) Lincz. comb. nov.** — *Statice salicorniacea* F. Muell. 1878, Fragm. Phytogr. Austral. 11 : 7. — *Limonium salicorniaceum* (F. Muell.) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 :396.

Genus monotypicum, a *Limonio* Mill. s. str. differt calycibus rectilimbatis, subhyalinis, ecostatis, subenerviis, stylis peculiaribus subtaeniiformibus, basi lamelliformiter dilatatis, superne subgeniculato-flexuosis atque stigmatibus subcylindrico-clavatis, eximie tortiliter curvatis.

In memoriam investigatoris celeberrimi florae Australiae, auctoris operum botanicorum numerosissimorum cl. Ferdinandi v. Muelleri (1825—1896) genus hoc nominavi.

Area geographica. Pars litoralis Australiae Occidentalis nec non insularum adjacentium inter sinum Shark-Bay (ca. 26°30′ lat. austr.) et portum Hedland (ca. 20° lat. austr.), in locis salinis; locus unicus internus (non litoralis) mihi notus — Nannine, ad litus lacus salini (vide infra) — ca. 400 km orientem versus ab ora oceani Indici locatus est.

Specimina examinata. 1) Shark-Bay, Oct. 1877 (fl.), F. v. Mueller (typus: MEL 44 400, isotypi: BM, K); 2) Dampiers Archipelag, Gazella Exped. 1883 (fl.), No. 37, ded. Prof. Engler (MEL 44 399); 3) Abrolhos Islands, Nov. 1897 (veg.), R. Helms (K); 4) Nannine, margin of salt lake, 2—3 feet high, Sept. 1903 (fr. mat.?), W. V. Fitzgerald (LE); 5) Port Hedland, Oct. 1905 (fr. mat.?), W. V. Fitzgerald (NSW 88 097); 6) Onslow, mouth of Ashburton Riv., 15 Oct. 1905 (al., fl., fr. immat.), A. Morrison (BM); 7) Monte Bello Is., Central Hermite, crevices in rock, edge of mangrove, flowers minute, white, leaves non, 1 Oct. 1952 (al., fl.), No. 128, F. L. Hill (BM); 8) Monte Bello Is., Hermite, rocky area near coast, herb, ht 8′, flowers white, 13 Febr. 1953 (fl.), No. 417, F. L. Hill (K).

При установлении ареала был учтен также список коллекции, которую собрал C. Ostenfeld в западной Австралии; этот список опубликовали E. Nelson и M. Scannell (1978); интересующий нас вид значится здесь собранным 31 X 1914 близ Карнарвона, расположенного в устье р. Гаскойн, в северной части залива Шарк.

Сообщения коллекторов о местообитании *M. salicorniaceum*, как видно по приведенным выше текстам гербарных этикеток, к сожалению, довольно скупы, но когда они есть, в них говорится, что это «берег соленого озера», «трещины в скалах на окраине мангровых зарослей», «каменистые места близ побережья», т. е. указываются явно литоральные условия обитания. Это подтверждается и некоторыми приводимыми ниже литературными данными.

Район залива Шарк посещали довольно многие натуралисты и ботаники. C. Gaudichaud (1826 : 37), один из первых среди них, в описании своего путешествия, в кратком перечне растений, которые он называет литоральными, растущими по берегам периодически высыхающих озер на п-ове Перон, приводит роды *Chenopodium* или *Enchylaena*, *Rhagodia*, *Salsola*, *Salicornia*, *Frankenia*, а также *Statice* или *Taxanthema*; относительно последнего Mueller (1883 : 9) высказывает предположение, что это и есть собранная и описанная им позже (более, чем через 50 лет) *Statice salicorniacea*. Сам Mueller (1878) пишет при диагнозе этого вида: «In locis salinis ad margines oceani usque», т. е. «на засоленных местах вплоть до берегов океана». L. Diels (1906), подробно исследовавший растительность западной части Австралии, характеризует район залива Шарк

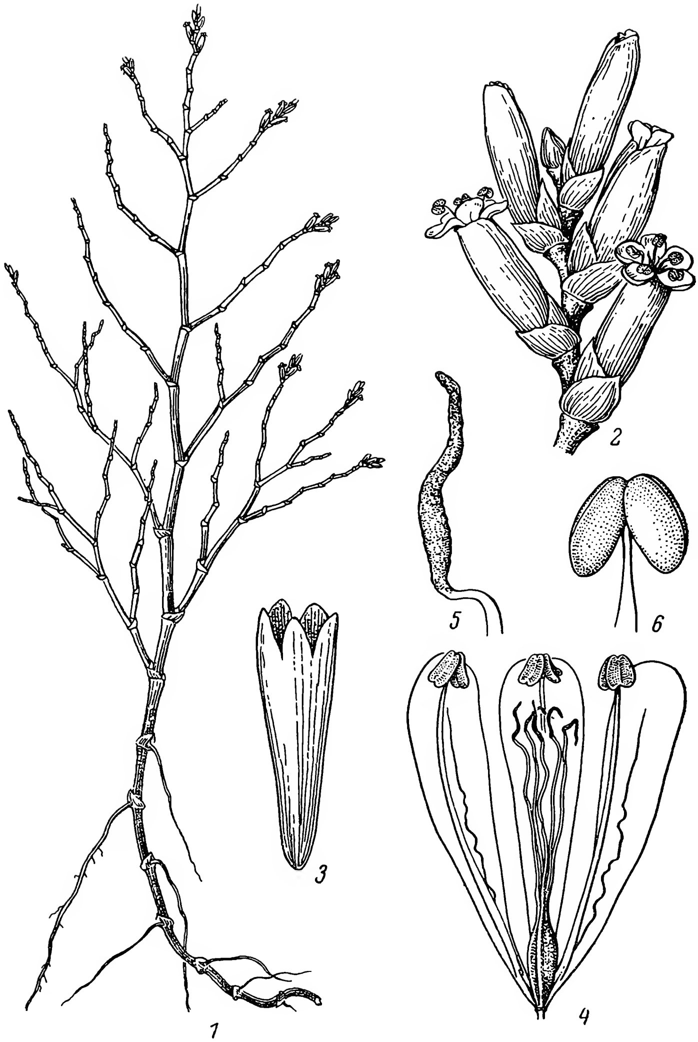


Рис. 2. *Muellerolimon salicorniaceum*

1 — общий вид растения; *2* — соцветие (по экз.: Monte Bello, Hermite, 13 Febr. 1953, No. 417, F. L. Hill, K); *3* — чашечка; *4* — лепестки, тычинки с раскрывшимися пыльниками, завязь со столбиками (срастание лепестков и нитей тычинок не показано); *5* — рыльце; *6* — нераскрывшиеся еще пыльники (по экз.: Shark-Bay, Oct. 1877, F. v. Mueller, MEL 44 400).

как территорию, где обширные пространства низких морских побережий заливаются приливами. Описывая растительность берегов эстуария р. Гаскойн, образованных тонким вязким илом, сменяемым далее от берегов суглинками, иногда песчаными дюнами, Diels указывает, что после полосы мангров, состоящих здесь обычно из чистых зарослей невысокой *Avicennia officinalis*, идут смешанные заросли, где очень обильны представители сем. *Chenopodiaceae* (*Salicornia leiostachya*, *Chenolea eurotioides*, *Sclerolaena litoralis*, *Didymanthus roei*, *Babbagia dipterocarpa*, *Rhagodia gaudichaudiana*, виды родов *Atriplex*, *Kochia* и др.), часть которых — довольно крупные кустарники. Здесь встречаются также кустарники из сем. *Frankeniaceae* (*Frankenia pauciflora*), типичные суккуленты, как *Mesembryanthemum aequilaterale*; здесь же указывается и *Statice salicorniacea* (=*Muellerolimon salicorniaceum*), которую Diels считает экологическим аналогом («ein oekologisches Analogon») рода *Salicornia*.

Таким образом, по-видимому, вполне ясна принадлежность *Muellerolimon salicorniaceum* к литоральному комплексу, который Diels называет «формацией мангровых зарослей и прибрежной растительности» («Mangrove und Watten-Formation»), включая ее в более крупную группу «литоральные формации» («Litoral-Formationen»).

Наличие во флоре западной части Австралии (как известно, особенно богатой эндемичными формами из разных семейств) достаточно изолированного морфологически таксона из родства рода *Limonium* представляет определенный ботанико-географический интерес.

В свое время этим растением (под названием *L. salicorniaceum*) уже интересовался H. Baker (1953a, b). Он отметил своеобразную морфологию его пыльцевых зерен, подобную морфологии их у южноамериканских видов *L. plumosum* (Philippi) O. Kuntze и очень близкого к нему *L. peruvianum* O. Kuntze, обитающих на пустынных горных склонах вдоль западного побережья Чили и Перу, а также у южноафриканских, капских видов из секции *Circinaria* Boiss., например у *L. purpuratum* (L.) Bailey. По его мнению, эти виды можно рассматривать как последние остатки древних, предковых форм, расселение которых по разобщенным ныне континентам Южной Америки, Африки и Австралии могло происходить не позднее эоцена, а может быть, и много ранее.

Исследования, которые опубликовал Baker, естественно, навели меня на мысль более близко познакомиться с этими видами. Это было тем более заманчиво и интересно, что существует мнение о малой оригинальности, даже вторичности представителей рода *Limonium* в южном полушарии (см., например, С. А. Невский, 1937 : 232).

Изучение названных выше чилийского *L. plumosum* и перуанского *L. peruvianum* убедило меня в том, что эти чрезвычайно своеобразные растения никак не могут быть оставлены в роде *Limonium*, даже в его современном, весьма широком объеме. Аналогичный вывод мне пришлось сделать и после изучения южноафриканских видов из секции *Circinaria*. Таким образом, из состава рода *Limonium* были выделены южноамериканский род *Bakerolimon* Lincz. (Линчевский, 1968) и южноафриканский род *Afrolimon* Lincz. (Линчевский, 1979), не имеющие близких аналогов в северном полушарии. Третий своеобразный, обособленный род из южного полушария — это описываемый здесь *Muellerolimon*.

Названные выше роды, несмотря на сходство строения пыльцевых зерен их представителей, на что указывает Baker, не могут, однако, по другим признакам рассматриваться как очень близко родственные между собой. Впрочем это, по-видимому, нужно считать вполне естественным, если учитывать огромные временные расстояния между разъединением континентов и современностью, т. е. чрезвычайно длительные периоды изоляции. Что касается строения пыльцевых зерен, то оно, возможно, в данном случае более консервативно и дает благодаря этому исключительно ценную возможность суждения о родстве между предковыми формами.

Один из существенных выводов из сказанного выше, который, по-видимому, может быть кратко дан в заключение — это то, что сем. *Limoniaceae* и по ботанико-географическим данным следует, вероятно, относить к группе достаточно древних семейств цветковых растений, имевших ~~широкое~~ распространение в прошлом, и что современная область максимального родового и видового разнообразия семейства — Древнее Средиземье, где мы встречаемся с рядом своеобразных, обособленных форм, не является тем не менее единственной областью Земли, где издавна развивалась эта группа растений.

ЛИТЕРАТУРА

Линчевский И. А. (1968). Опыт системы порядка *Plumbaginales* Lindl. Нов. сист. высш. раст., 5. — Линчевский И. А. (1979). Заметки о *Limoniaceae*, 4. Нов. сист. высш. раст., 16. — Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4. — Baker H. G. (1953a). Dimorphism and monomorphism in the *Plumbaginaceae*. II. Pollen and stigmata in the genus *Limonium*. Ann. Bot. (London), n. s., 17. — Baker H. G. (1953b). Dimorphism and monomorphism in the *Plumbaginaceae*. III. Correlation of geographical distribution patterns with dimorphism and monomorphism in *Limonium*. Ann. Bot. (London), n. s., 17. — Diels L. (1906). Die Pflanzenwelt von West-Australien. In: Engler A., Drude O. Die Vegetation der Erde, 7. Leipzig. — Gaudichaud C. (1826). Voyage autour du monde, . . . execute sur les corvettes de S. M. l'Uranie et la Physicienne, pendant les années 1817—1820. . . Botanique. Paris. — Mueller F., v. (1878). Fragmenta phytographiae Australiae, 11 (88). Melbourne. — Mueller F., v. (1883). The plants indigenous around Sharks Bay and its vicinity, . . . Perth. — Nelson E. C., Scannell M. J. P. (1978). C. E. H. Ostenfeld's Western Australian plants in the Herbarium, National Botanic Gardens, Glasnevin. Glasra, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 X 1981.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) 502.753

Г. П. Дюрягина

К МЕТОДИКЕ ИНТРОДУКЦИИ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ РАСТЕНИЙ

G. P. DJURYAGINA. A CONTRIBUTION TO THE METHOD OF INTRODUCTION OF RARE AND VANISHING PLANTS

Описана методика интродукции и выращивания редких видов в условиях ботанического сада. В связи с требованиями по охране растений особенностью методики являются использование небольшого числа семян и последующее ускоренное размножение растений.

Самый эффективный метод охраны растительности — сохранение растений на заповедных территориях, общая площадь которых в СССР к 1990 г. достигнет 3—5% от общей площади страны (Колесников, 1976). Большинство редких видов распространено за пределами заповедных территорий, поэтому перед ботаниками стоит задача найти новые пути сохранения этих видов. Особую тревогу вызывает судьба редких видов, биология и полезные свойства которых еще не изучены.

За последние 20 лет в стране проведена большая работа по охране растений: составлены списки редких и исчезающих видов для территории СССР и отдельных регионов, разрабатываются теоретические вопросы охраны растений, о чем свидетельствует большое число публикаций, обобщенных в работе С. В. Никитиной с соавторами (1979). Наиболее полный список редких и исчезающих видов растений Сибири был представлен для центральной ее части (Малышев, Пешкова, 1979); в работе даны характеристика видов, рекомендации и тактика их охраны. Эта работа явилась основой при составлении списка таких растений для всей Сибири, в который включено 358 видов («Редкие и исчезающие растения Сибири», 1980).

Организации охраны растений, исследованию биологии, экологии редких видов еще не уделяется достаточного внимания (Колесников, 1976; Колесников и др., 1979; Тихомиров, 1980). Г. Н. Андреев и Б. Н. Головкин (1978) отмечают, что само по себе включение того или иного таксона в «Красную книгу» или другое издание еще не гарантирует сохранения редких и исчезающих видов растений. Неотложными являются проведение инвентаризации редких видов, определение их численности, состояния и распределения особей в различных местообитаниях с целью выяснения условий, необходимых для их роста и размножения. Особое внимание нужно уделить изучению семян как основе размножения и интродукции редких видов и выявить возможности их выращивания в условиях ботанических садов. Практическая сторона охраны растений наиболее трудоемка и методически несовершенна.

Одним из методов охраны растений является интродукция их в ботанические сады. На основе опыта по интродукции дикорастущих видов флоры разных ботанико-географических зон (Белолипов, 1975, 1976; Головкин, 1977; Андреев, Головкин, 1978; Тюрина, 1978, и др.) разрабатываются пути и методы интродукции редких и исчезающих растений (Белолипов, 1974; Симачев, 1975; Скрипчинский, 1975, 1976; Коваленко и др., 1976; Томилова, 1977, и др.). Высказываются опасения о несовершенстве этого метода для сохранения чистоты генетического фонда растений. Однако с уверенностью можно сказать, что неоценимое значение интродукции редких видов состоит в том, что, выращивая их в ботанических садах, мы имеем возможность всесторонне изучить биологию, экологию и хозяйственно-ценные свойства вида, не нарушая естественных популяций и не нанося им вреда. Особую трудность при интродукции доставляют стенотопные виды (Militzer, 1970), поэтому благотворно скажутся поиск новых для интродукции мест в других географических районах или реинтродукция видов в их природные местообитания (Sainz-Ollero, Hernandez-Bermejo, 1979).

Интродукция редких и исчезающих видов требует разработки новых приемов и методов с учетом того, что мы часто располагаем крайне малым по количеству исходным материалом, поэтому основная цель — найти приемы ускоренного размножения растений вида в условиях культуры. Согласно основным требованиям охраны растений, на первых этапах работы объектом изучения служат растения, относящиеся к 2—3 охранным категориям («Красная книга», 1975; «Красная книга СССР», 1978). На таком материале следует разрабатывать методические приемы размножения редких растений, которые послужат основой для более успешной интродукции и реинтродукции малоизученных видов, находящихся под угрозой исчезновения.

Опыт 15-летней работы по интродукции алтайских видов рода *Aconitum* L. (Дюрягина, 1976а, 1977а, б) и 7-летней работы по созданию экспозиции «Редкие и исчезающие растения Сибири» (Дюрягина, 1981) позволил начать разработку методов первичной интродукции[1] редких видов. Первичная интродукция редких и исчезающих видов состоит из трех этапов: 1 — поиск и инвентаризация местонахождений вида, 2 — перенос растений и 3 — выращивание и размножение вида в условиях ботанического сада.

Поиск и инвентаризация местонахождений вида включают в себя изучение биологии, экологии и состояния вида в природе, т. е. описание местонахождения, местообитания, а также морфоструктуры, ритма развития популяции с целью выявления ее гетерогенности, определение типа популяции (нормальная, внедряющая, регрессивная) по количественному соотношению между ее возрастными группами (для характеристики положения и жизнестойкости вида в фитоценозе); изучение семенной продуктивности и коэффициента завязывания семян. Все это необходимо для сравнительного изучения видов в условиях ботанического сада с целью выявления направленности адаптивных изменений. В последнее время все чаще появляются методические работы по инвентаризации и изучению редких и исчезающих видов в природных популяциях (Grigal, 1972; Buma, Day, 1975; Abele, 1977; Hellawell, 1977; Rijpert, 1977; Акош, 1977; Голубев, 1977; Голубев, Молчанов, 1978; Голуб и др., 1978, и др.).

Существуют два способа переноса растений: 1 — вегетативный (перенос живых растений), 2 — семенной (перенос семян). Последний — наиболее удобный и эффективный, так как растения, выращенные из семян, обладают высокой пластичностью (Klaus, 1976). Семена необходимо собирать в шламовые (из материи) мешочки, сопровождая этикеткой с указанием названия вида, местонахождения, местообитания и времени сбора семян.

В связи с тем, что экспедиции чаще всего бывают маршрутными, не всегда есть возможность собирать зрелые семена, поэтому можно собрать несколько незрелых плодов вместе с плодоножкой и частью стебля, поместить в бумажный пакет и выдержать несколько дней в сухом месте. В таких условиях семена некоторых видов хорошо дозревают. Таким способом мы получили семена *Hemerocallis minor* Mill.,[2] *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl., *L. pumilum* Delile, *Mertensia sibirica* (L.) G. Donfil., из которых были выращены растения.

Иногда можно прибегнуть к вегетативному способу — менее рациональному, чем семенной, но более быстрому, чтобы в первый же год получить семена в условиях интродукции. Для этого из популяции берем 5—10 модельных растений с небольшим комом почвы. У травянистых растений удаляем надземную часть, оставляя 2—3 см стебля, чтобы не повредить почки возобновления. Пишем четко на бумаге карандашом этикетку, которую помещаем в полиэтиленовый пакетик, хорошо его завязываем и вкладываем вместе с растениями в большой полиэтиленовый пакет, плотно завязываем, оборачиваем бумагой и отправляем почтой. В 1979 г. мы пересылали растения из Якутии в Новосибирск с увлажненной почвой и без увлажнения. Лучшим оказался второй вариант, так как срок доставки посылок в течение 30 дней губителен для некоторых увлажненных растений (*Hemerocallis minor*, *Mertensia sibirica*). Но виды из сем. *Ranunculaceae* в этих условиях дали новые побеги.

---

[1] Первичная интродукция — выяснение возможности выращивания вида в культуре (Белолипов, 1976; Андреев, Головкин, 1978).

[2] Названия растений даны по «Флоре СССР» с учетом «Свода дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» (Черепанов, 1973), а также «Сосудистых растений СССР» (Черепанов, 1981).

Один из возможных путей получения интродукционного материала на этапе первичной интродукции — использование единичных семян гербарных образцов, так как многие виды сохраняют всхожесть семян десятки лет (Бартон, 1964). Мы исследовали семена *Dracocephalum altaiense* Laxm., *Schizonepeta annua* (Pall.) Schischk., *Scutellaria grandiflora* Sims, *Subularia aquatica* L. и взятые с гербарных образцов, которые мы получили от М. М. Ивановой и А. С. Королевой. Семена, пролежавшие в гербарии до 4 лет, имели лабораторную всхожесть от 48.5 до 100% и приживаемость проростков в условиях теплицы — от 80 до 100%.

При работе с семенами редких видов важно сохранить каждое проросшее семя. В этом случае положительные результаты дает разрабатываемый нами семенной лабораторно-теплично-грунтовой метод выращивания растений, при котором мы имеем возможность изучить биологические особенности семян и растений за период от семени до семени.

Прежде всего нужно подготовить семена к рекогносцировочному опыту (Грушвицкий, 1968): очистить, определить их число и вес, обработать 96%-м этиловым спиртом в течение 5 с, затем тщательно промыть в проточной воде около 1 мин. Семена каждого вида независимо от их числа необходимо распределить поровну для каждого варианта, характеризующегося резко различными условиями.

Исходя из результатов проведенных работ по проращиванию труднопрорастающих семян видов рода *Aconitum* и других (Дюрягина, 1976б; Дюрягина, Нейфельд, 1979) и учитывая имеющиеся материальные возможности для рекогносцировочного опыта, мы выделили 5 вариантов условий, различающихся продолжительностью действия температур и света (табл. 1). При таких режимах мы можем выявить необходимые условия для прорастания и сохранения семян. Семена многих видов быстро загнивают при комнатной температуре, но хорошо сохраняются при пониженной, семена других быстро прорастают на свету или в темноте, или при двухступенчатой стратификации. Опыт закладываем по схеме (табл. 2), используем чашки Петри (диаметр 7 и 11 см), заполненные промытым прокаленным песком, сопровождаем каждую повторность этикеткой из нержавеющей стали (размер 1 : 1 см) с высеченным номером. Теплую стратификацию проводим в комнате на свету и в темноте при температуре 18—24° С, холодную — в холодильнике при 0—3 и 1—5°. Наблюдения проводим ежедневно в комнате и через неделю — в холодильнике.

Проросшие семена помещаем в вегетационные сосуды (рис. 1) — стеклянные кристаллизаторы диаметром 22—30 и высотой 7—9 см, заполненные на $^1/_3$ прокаленным песком. Рядом с проростками ставим пластмассовые этикетки, на которых пишем номер чашки и время прорастания семян. Наблюдения за началом и динамикой роста основных органов у проростков проводим ежедневно. Для этого песок хорошо смачиваем водой, проросток осторожно вытаскиваем из песка, помещаем в чашку Петри с водой и проводим измерения. После измерения проросток помещаем на прежнее место. Для сохранения влаги кристаллизатор сверху покрываем стеклом. Проростки в вегетационных сосудах выдерживаем до фазы семядольных листьев или первого настоящего листа и затем высаживаем в теплицу.

Установлено, что для большинства видов на первых этапах развития проростка необходима повышенная влажность, которая способствует сбрасыванию семенной кожуры. В теплице проростки и всходы высаживаем в деревянные ящики (рис. 2) 60 см дл., 30 см шир. и 25 см выс., заполненные почвенной смесью из четырех компонентов в равных долях (садовая земля, торф, песок, перегной). После посадки растения хорошо поливаем и на 2—3 дня покрываем ящик стеклом. Опыт показал, что такой размер ящиков — самый удобный для выращивания растений, так как позволяет длительное время удерживать влагу и нор-

ТАБЛИЦА 1

Условия стратификации и проращивания семян в лабораторных условиях на этапе первичной интродукции редких видов

Вариант	Этапы и условия стратификации								
	1			2			3		
	температура, °C	свет	число дней	температура, °C	свет	число дней	температура, °C	свет	число дней
1	18—24	—	10	0—3	—	60	18—24	—	30
2	18—24	—	30	0—3	—	120	18—24	—	30
3	18—24	+	30	0—3	—	120	18—24	+	30
4	0—3	—	60	18—24	—	30	0—3	—	120
5	0—3	—	150	18—24	—	30	0—3	—	120

Примечание. Знак «минус» — стратификация в темноте, «плюс» — на свету.

ТАБЛИЦА 2

Схема рекогносцировочного опыта по проращиванию семян редких видов на примере *Lilium pensylvanicum*, *L. pumilum*

Вид	Местонахождение и местообитание	Время сбора и общее число семян	№ чашки	Число семян	Вариант
Lilium pensylvanicum	Якутская АССР, с. Чапаево, о. Нижнинский, березово-лиственничный лес	7 VIII 1979, 60	193	12	1
			194	12	2
			195	12	3
			196	12	4
			197	12	5
L. pumilum	Иркутская обл., Киренский р-н, пос. Визирный, крутой южный карбонатный склон, степь	16 VIII 1979, 93	109	16	1
			110	15	2
			111	21	3
			112	21	4
			113	20	5

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Начало опыта	Число проросших семян и дата наблюдений															
	январь									февраль			март		апрель	всхожесть, %
	10	11	14	15	16	17	18	21	23	14	19	22	5	17	10	
3 I 1980			5	2		3		2								100
					6			3	3							100
			3		4	1		3								91.6
												7	3			83.3
													8		1	75
3 I 1980	1	10		3												87.5
		8		6			1									100
	13	6	1													95.24
										8	11					90.48
														7	11	90

мально развиваться корням. Растения высаживаем на определенном расстоянии друг от друга: виды рода *Lilium* L. — на 4 см, рода *Iris* L. — на 6, двудольные — на 10—20 см так, чтобы точка роста (место соединения семядольных черешков с гипокотилем) находилась над поверхностью почвы на 5 мм. Для *Astragalus subpolaris* Boriss. et Schischk., *A. tugarinovii* Basil., у которых сильно вытянут гипокотиль, необходимо искусственное погружение части растения путем систематического присыпания почвой и увлажнения. В противном случае

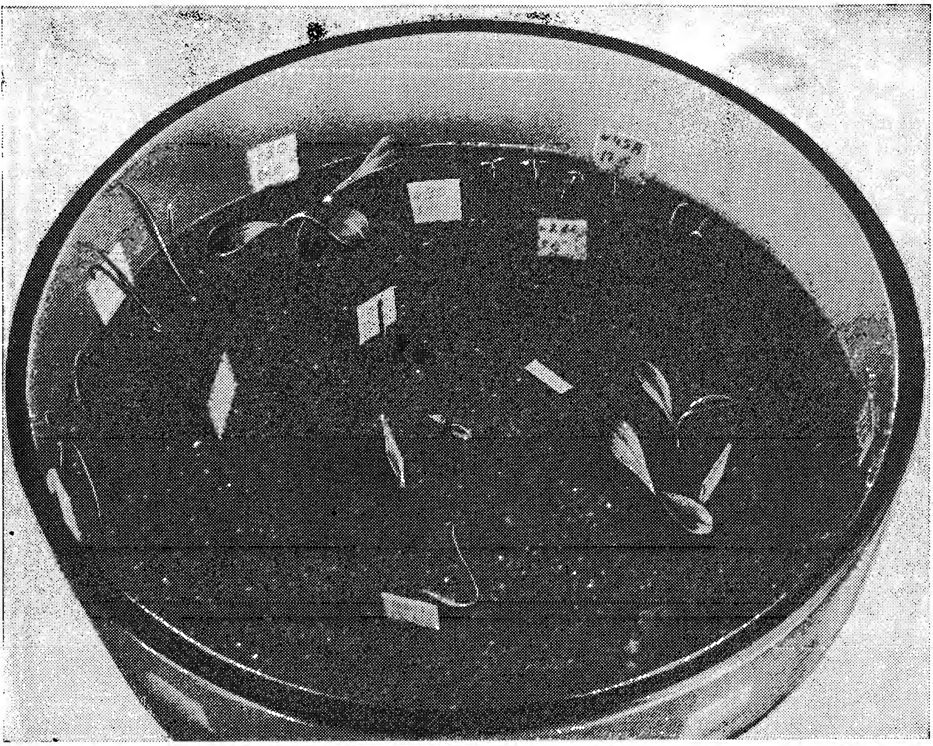


Рис. 1. Вегетационный сосуд для выращивания проростков и всходов в лабораторных условиях.

всходы погибают. Всходы в теплице ежедневно поливали, пропалывали, рыхлили и проводили за ними наблюдение. Необходимо заблаговременно убирать засыхающие листья, не оставлять их на почве, так как под влиянием их аллелопатического действия растения ухудшают свой рост. Если в ящике находится несколько видов, необходимо проводить наблюдения за их взаимодействием. В нашем опыте отмечено отрицательное аллелопатическое действие *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin на *Aquilegia amurensis* Kom., *Aster alpinus* L. — на *Polygonum divaricatum* L., *Silene songarica* (Fisch., Mey. et Ave-Lall.) Bocquet — на *S. paucifolia* Ledeb., поэтому лучше высаживать растения одного вида в отдельном ящике. Уже на этапе тепличного выращивания растений мы можем судить о жизнеспособности проростков каждого вида: отношение укоренившихся проростков к общему числу высаженных, выраженное в процентах, составляет процент приживаемости вида в условиях теплицы. Виды с коротким жизненным циклом способны давать семена в тепличных условиях, что способствует быстрому их размножению. Период от начала опыта до образования зрелых семян составил от 60 до 362 дней (табл. 3). Систематически проводим наблюдения за биологией роста и развития, за особенностями формообразования ювенильных растений, что позволяет прогнозировать признаки и свойства взрослых растений с целью выделения перспективных форм и способов их выращивания.

Семенной лабораторно-теплично-грунтовой метод позволяет в лабораторно-тепличных условиях также изучать возможности семенного и вегетативного размножения. Один из перспективных способов размножения редких видов — искусственное деление растений. Индикатором способности растения к вегетативному размножению является образование боковых или прикорневых побегов, могущих служить для вегетативного размножения. Период от прорастания семени до образования побегов у исследованных видов составил от 37 до 100 дней (табл. 4).

У *Cruciata krylovii* (Iljin) Pobed., *Epilobium anagallidifolium* Lam. образуются плагиотропные боковые побеги. Первому виду свойственны геофилия (погружение в субстрат боковых побегов) и укоренение с последующим выходом на

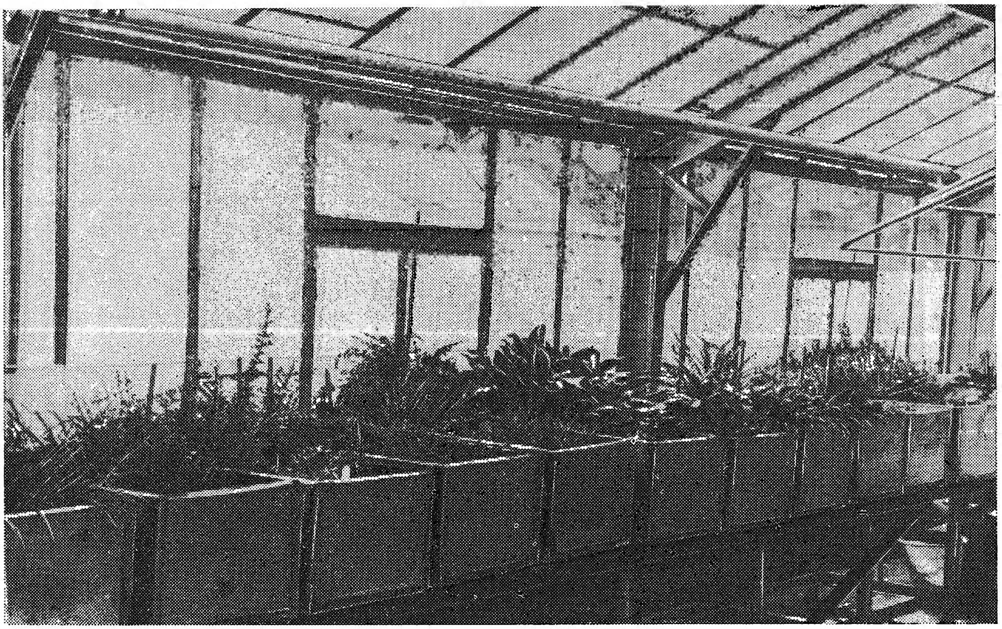


Рис. 2. Растения, выращиваемые в условиях теплицы.

поверхность. Побеги обоих видов при наличии обильной влаги способны укореняться в зоне каждой мутовки. Деление побегов у *Cruciata krylovii* необходимо производить в воде, после посадки обильно поливать и прикрывать.

Растения видов *Mertensia sibirica*, *Potentilla tergemina* Soják, *Pulmonaria mollis* H. Wolff образуют дополнительные побеги в основании стебля. Отделение их необходимо производить так, чтобы каждая дочерняя особь имела часть корня с покровными тканями, что способствует более быстрому укоренению.

Tridactylina kirilowii (Turcz.) Sch. Bip. образует побеги на стебле в пазухах листьев. Как только высота стебля боковых побегов достигнет 3 мм, их можно отделить осторожно от растения и быстро рассадить в почву или в вегетационный сосуд с песком, при этом необходимы обильный полив и хорошее освещение.

Из изученных растений в этом плане особое место занимает *Brunnera sibirica* Stev. Установлено, что этот вид обладает высокой степенью регенерации многих органов. Благодаря такой способности вида из одного семени путем четырехкрат-

ТАБЛИЦА 3

Виргинильный период у некоторых дикорастущих травянистых видов в лабораторно-тепличных условиях

Вид	Срок хранения семян	Условия проращивания семян	Время (дни) от начала			Весь период, дни
			опыта до прорастания	прорастания до цветения	цветения до созревания семян	
Brunnera sibirica	0	18—24°, 68 дней, затем 1—5°, 27 дней и 18—24°, 3 дня	100	48	30	178
Cruciata krylovii	0	18—24°, 55 дней, в темноте	55	146	30	231
Erigeron eriocalyx	5 мес.	18—24°, 30 дней, на свету	7	110	27	137
Galium aparine	4 г.	То же	11	54	31	96
Oxytropis deflexa	3.5 г.	» »	10	133	15	148
Pulmonaria mollis	0	0—3°, 48 дней, затем 18—24°, 15 дней, на свету	166	120	76	362
Scutellaria grandiflora	3.5 г.	18—24°, 30 дней, на свету	4	77	36	117
Subularia aquatica	2.5 г.	То же	5	38	17	60

ТАБЛИЦА 4

Искусственное разделение растений в лабораторно-тепличных условиях

Вид	Условия прорастания семени	Число дней			Число растений, полученных при разделении растения	Число дней до укоренения
		от начала опыта до прорастания	от прорастания до			
			образования боковых побегов	разделения растения		
Brunnera sibirica	18—24°, в темноте	35	60	93	70	5
Cruciata krylovii	То же	29	37	109	43	45
Epilobium anagallidifolium	» »	11	80	100	56	3
Mertensia sibirica	» »	26	56	90	6	34
Potentilla tergemina	» »	39	50	64	6	25
Pulmonaria mollis	1—5°, 45 дней и 18—24°, 4 дня, на свету	49	105	122	4	8
Tridactylina kirilowii	18—24°, на свету	12	70	90	13	14

ного деления растений получен клон из 70 особей, которые в течение 2 лет обильно цвели и плодоносили. Таким образом, благодаря искусственному делению растений за короткий срок можно увеличить число особей, что повышает возможности сохранения вида в период, когда происходит адаптация к новым условиям обитания.

Из теплицы растения в конце мая или в начале июня переносим в открытый грунт на экспозицию. Растения последовательно осторожно выкапываем из ящика и раскладываем на пергамент, покрытый фильтровальной бумагой, смоченной водой, так чтобы корни располагались от нижнего края бумаги на расстоянии 6—8 см. Расстояние между растениями должно быть около 6 см. Затем нижним свободным краем бумаги покрываем корни и, начиная с последних номеров растений, осторожно последовательно сворачиваем до первого и помещаем в полиэтиленовый пакет для транспортировки. Этот способ очень удобен и легок. Каждый вид высаживаем на отдельную делянку, сохраняя топографию особей, как в ящиках. Основными условиями в первые 2 месяца являются повышенная влажность почвы, рыхление и пропалывание сорняков. В течение вегетационного периода систематически проводим наблюдения за ритмом роста и развития каждого вида.

При раздельном посеве семян в грунт не всегда можно получить хорошие результаты из-за того, что проростки не могут противостоять жизнестойким сорнякам, поливу и выпалыванию; одногнездный скученный посев оказался наиболее эффективным.

Из вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

Первичная интродукция редких видов включает поиск и инвентаризацию местонахождения вида с детальным изучением биологии, экологии и состояния вида в природе; перенос растений в ботанические сады; выращивание и размножение их в условиях культуры.

Основой интродукции редких видов является семенной способ размножения как более рациональный и эффективный.

Спецификой интродукционной работы с редкими видами является малочисленность исходного материала, который можно получить путем сбора семян, единичных живых растений в естественных местообитаниях вида и использовать единичные семена с гербарных образцов, собранных ранее.

В основе лабораторно-семеноведческих опытов лежит одновременное испытание небольшого числа семян в резко различных условиях с целью ускоренного их проращивания и сохранения.

Одним из эффективных методов выращивания растений в условиях ботанического сада является семенной лабораторно-теплично-грунтовой метод, включающий ряд ускоренных способов размножения растений: семенной лабораторно-тепличный и искусственного разделения растений.

Семенной лабораторно-теплично-грунтовой метод позволяет сохранить большую часть исследуемых семян, вырастить из каждого семени растение, затем ускоренным путем его размножить. При этом мы получаем полную информацию о развитии вида в период «от семени до семени».

ЛИТЕРАТУРА

Акош Мате (1977). Индекс цветения и индекс репродуктивности *Adonis vernalis* L. Растит. ресурсы, 13, 4. — Андреев Г. Н., Головкин Б. Н. (1978). Интродукция как метод сохранения редких и исчезающих видов растений Крайнего Севера и высокогорий. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 109. — Бартон Л. В. (1964). Хранение семян и их долговечность. М., Колос. — Белолипов И. В. (1974). О сохранении и размножении редких, реликтовых и эндемичных видов природной флоры Средней Азии на примере интродукционных работ Ботанического сада АН УзССР. Узб. биол. ж., 1. — Белолипов И. В. (1975). Некоторые методические вопросы интродукционного изучения растений природной флоры Средней Азии в Ботаническом саду АН УзССР. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, 12. Ташкент, Фан. — Белолипов И. В. (1976). Краткие итоги первичной интродукции растений природной флоры Средней Азии в Ботанический сад АН УзССР. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, 13. Ташкент, Фан. — Головкин Б. Н. (1977). К вопросу об интродукции высокогорных растений в условиях Субарктики. Проблемы ботаники, 13. Л., Наука. — Голуб В. Б., Добрачев Ю. П., Пастушенко Н. Ф., Яковлева Е. П. (1978). О способах оценки экологических условий и местообитаний по шкалам Л. Г. Раменского. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 7. — Голубев В. Н. (1977). К методике количественного изучения редких и исчезающих растений флоры Крыма. Бюл. Никит. бот. сада, 1 (32). — Голубев В. Н., Молчанов Е. Ф. (1978). Методические указания к популяционно-количественному и эколого- биологическому изучению редких исчезающих и эндемичных растений Крыма. Ялта, Гос. Никит. бот. сад. — Грушвицкий И. В. (1968). К методике изучения семян с недоразвитым зародышем. В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап., 23, 3. — Дюрягина Г. П. (1976а). Сравнительная эколого-биологическая характеристика алтайских видов рода *Aconitum* L. в условиях лесостепной зоны (г. Новосибирск). В кн.: Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск, Наука. — Дюрягина Г. П. (1976б). Температурные режимы доразвития зародыша и прорастания семян алтайских видов рода *Aconitum* L. В кн.: Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск, Наука. — Дюрягина Г. П. (1977а). Внутривидовое разнообразие аконитов высокогорного Алтая и их интродукция. Тез. докл. VII Всес. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Новосибирск, Наука. — Дюрягина Г. П. (1977б). Редкое сибирское растение *Aconitum decipiens* Worosch. et Anfalov и его интродукция. В кн.: Растительные ресурсы Южной Сибири и пути их освоения. Новосибирск, Наука. — Дюрягина Г. П. (1981). Создание экспозиции «Редкие и исчезающие растения Сибири» в Центральном Сибирском ботаническом саду (г. Новосибирск, 1973—1978 гг.). В кн.: Охрана растительного мира Сибири. Новосибирск, Наука. — Дюрягина Г. П., Нейфельд Э. Я. (1979). Прорастание семян дикорастущих тувинских растений. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 114. — Коваленко Н. А., Нечаева В. И., Загороднева Н. И. (1976). Интродукция редких травянистых растений в ботаническом саду Иркутского университета. В кн.: Охрана среды и рациональное использование растительных ресурсов. М., Наука. — Колесников Б. П. (1976). Проблемы охраны растительного мира. Журн. общ. биол., 37, 5. — Колесников Б. П., Семенова-Тян-Шанская А. М., Парфенов В. И., Боч М. С. (1979). Охрана растительного мира в СССР (обзор исследований). Бот. ж., 64, 7. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., Наука. — Красная книга СССР. (Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений). (1978). М., Лесная промышленность. — Малышев Л. И., Пешкова Г. А. (1979). Нуждаются в охране редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск, Наука. — Никитина С. В., Белоусова Л. С., Денисова Л. В. (1979). Редкие и исчезающие растения СССР и их охрана. Обзорная информация. М., ВНИИТЭИСХ. — Работнов Т. А. (1978). Структура и методика изучения ценотических популяций многолетних травянистых растений. Экология, 2. — Редкие и исчезающие растения Сибири. (1980). Новосибирск, Наука. — Симачев В. И. (1975). Опыт организации экспозиции редких видов растений в ботаническом саду Ленинградского университета. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 95. — Скрипчинский Вл. В. (1975). Пути и методы сохранения генофонда редких и исчезающих видов местной флоры. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 95. — Скрипчинский Вл. В. (1976). К разработке методики сохранения редких и исчезающих видов эфемероидных геофитов. В кн.: Охрана ценных, редких и исчезающих видов растений Ставропольского края. Тр. Ставроп. н.-и. инст. с. х., 39. Ставрополь. — Тихомиров В. Н. (1980). Организационные проблемы научных исследований по охране растительного мира. Вест. АН СССР, 3. — Томилова Л. И. (1977). Опыт интродукции некоторых эндемичных и реликтовых растений Урала. В кн.: Успехи интродукции растений на Урале и в Поволжье. Свердловск, Изд. УНЦ АН СССР. — Тюрина Е. В. (1978). Интродукция зонтичных в Сибири. Новосибирск, Наука. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., Наука. — Черепанов С. К. (1981). Сосудистые растения СССР. Л., Наука. — Abele G. (1977). Latvijas PSR Reto un aizsargajamo augu inventarizacijas metodika. Riga. — Buma P. G., Dayl. C. (1975). Reservoir-induced plant community changes: a methodological exploration. J. Environ. Manag., 3, 3. — Grigal David F. (1972). Plant indicators in ecology. Indicators Environ. Qual., New York—London. — Hellawell I. M. (1977). Change in natural and managed ecosystems: detection, measurement and assessment. Proc. Roy. Soc. London, 197, 1126. — Klaus R. (1976). Lasst die Bergpflanzen in Ruhe. Garten Magazin für alle, 7—8. — Militzer M. (1970). Pflanzen in Not. Über die Umsildlung seltener einheimischer Arten. Naturschutzarbeit und Naturkundliche Heimatforscschung in Sachsen, 12, 1. — Rijpert I. M. S. (1977). Ecological demands of *Gratiola officinalis* L. (*Scrophulariaceae*) in the Netherlands. Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch., 80, 3. — Sainz-Ollero H., Hernandez-Bermejo I. E. (1979). Experimental reintroductions of endangered plant species in their natural habitats in Spain. Biol. Conserv., 16, 3.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 3 X 1980.

УДК (018) 582.26

К. А. Некрасова, Е. А. Бусыгина

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ФОРМИРОВАНИЯ ВОДОРОСЛЕВЫХ ГРУППИРОВОК ПОД ВЛИЯНИЕМ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ

K. A. NEKRASOVA, E. A. BUSYGINA.
THE USE OF THE PHYTOCOENOTICAL METHODS IN STUDYING THE FORMATION
OF THE ALGAE GROUPINGS UNDER THE INFLUENCE OF MINERAL FERTILIZERS

На модельных лабораторных опытах с минеральными удобрениями впервые апробирован комбинированный метод (Некрасова, Бусыгина, 1979) учета водорослей в почве, сочетающий их одновременный качественный и количественный анализ. Показаны достоинства такого методического подхода, который позволил получить сведения о количественном соотношении клеток каждого вида и в связи с этим шире применить фитоценологические методы в почвенной альгологии. Особенно интересные данные получены при анализе жизненных форм по числу клеток каждого вида водорослей.

В сформированных фитоценозах почвенные водоросли тесно связаны с остальными компонентами фитоценоза и составляют часть его, оформленную структурно и экологически; в этом случае водоросли рассматривают как альгосинузию (Новичкова-Иванова, 1967). На безжизненных субстратах, к числу которых относятся в первые годы мелиорированные выработанные торфяники, почвенные водоросли являются пионерами растительности и образуют начальный этап сукцессии фитоценозов. К ним приложимы такие фитоценологические понятия и термины, как группировка или сообщество водорослей (Штина, Голлербах, 1976).

Как отмечает Э. А. Штина (1959), характеристика группировок водорослей складывается из тех же признаков, которые используются в геоботанике для описания фитоценозов: 1) видовой состав, 2) доминантные виды, 3) встречаемость, 4) соотношение численности и биомассы отдельных групп, 5) специфические виды и группы видов, 6) распространение водорослей в профиле почвы, 7) сезонная динамика.

Альгофлора и специфические виды обычно выявляются методом водных культур, и флористический список водорослей во многом зависит от квалификации исследователя. Это наиболее трудоемкий раздел в выявлении структуры сообщества водорослей.

Доминирующие виды водорослей и обилие некоторых их них в баллах определяются методом прямого микроскопирования или с помощью чашечных культур со стеклами обрастания.

Количественный учет водорослей проводится отдельно от качественного анализа. Число клеток водорослей в почве определяется методом прямого микроскопирования или микробиологическими методами с посевом на питательные среды.

Как видим, существующие качественные и количественные методы анализа водорослевых группировок разобщены и не дают представления о соотношении численности клеток отдельных видов водорослей. Вместе с тем наряду с видовым составом именно количественные соотношения между видами растений лежат в основе многих геоботанических методов и наиболее полно характеризуют структуру фитоценоза (Воронов, 1963).

Ценологический подход к изучению сообщества водорослей, однако без учета численности клеток, впервые применил H. Forest (1962). Он отметил, что для чашечных культур частота встречаемости клеток отдельных видов водорослей является обоснованным показателем их обилия. Поэтому мы (Некрасова, 1973) сделали попытку сочетать определение видового состава с учетом количества водорослей и использовали для этих целей метод чашечных культур. Упрощенный качественный метод, доступный любому микробиологу, может быть широко использован для массовых почвенно-микробиологических исследований, когда нет необходимости в выявлении всех видов водорослей (Штина, 1960).

Определение количественного соотношения клеток отдельных видов в сообществе водорослей, на наш взгляд, является очень перспективным с точки зрения изучения экологии почвенных водорослей, выявления роли отдельных видов в биоэнергетике фитоценоза и в качестве индикаторов почвенного плодородия.

Методика и объекты исследования

Предложенная нами методика вначале была следующей. Водоросли выращивали на стеклах обрастания. При просмотре стекла каждое поле зрения принимали за учетную геоботаническую площадку, на которой отмечали встреченные виды. По данным анализа рассчитывали относительную среднюю встречаемость, где за 100% брали общую встречаемость водорослей по систематическим группам. Проведя определение количества водорослей одновременно с изучением состава видов, мы считали возможным по относительной средней встречаемости рассчитывать число клеток водорослей, принадлежащих отдельным видам. Однако позднее у нас возникло сомнение: всегда ли виды, разрастающиеся в массе на покровном стекле, будут встречатся и в почве, не выпадут ли из списка наиболее малочисленные виды? Хотя эти предположения методически не были проверены, было решено проводить прямое микроскопирование водорослей в препарате, приготовленном из нескольких индивидуальных проб, учитывая, что в природе возрастание полноты выявления водорослей связано с увеличением числа индивидуальных проб (Некрасова, Бусыгина, 1979).

Учитывая, что в большинстве случаев разные виды водорослей разрастаются микрозонами, поверхность торфа в чашках Петри или Коха делили на 8 секторов. Небольшое количество поверхностных разрастаний водорослей из 6 точек по периметру каждого сектора отбирали препаровальной иглой, конец которой был загнут в виде крючка. Число повторностей соответствовало числу секторов. Для уменьшения трудоемкости, видимо, можно уменьшить число просматриваемых проб за счет увеличения числа точек отбора.

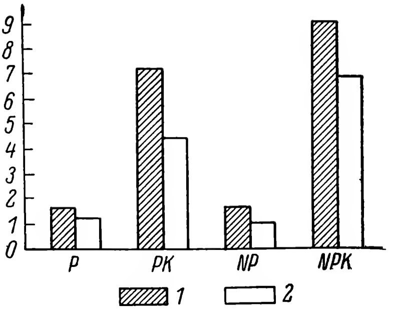
Затем определяли встречаемость каждого вида в восьми просмотренных препаратах и рассчитывали относительную среднюю встречаемость. Одновременно в этих же чашках люминесцентным методом определяли численность водорослей.

Достоинства предлагаемой нами методики мы попытались раскрыть на опыте с разными соотношениями и дозами минеральных удобрений, так как известно, что минеральные удобрения влияют на численность и видовой состав водорослей.

Анализировали низинный торф выработанных торфяников Кировской лугоболотной станции ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса. В слаборазложившийся торф (5—10%) с небольшим содержанием фосфора и калия (10 и 6.1 мг на 100 г почвы соответственно), средней кислотности ($pH_{сол}$ 4.7) с 1.8% общего азота (данные Лугоболотной станции) вносили минеральные удобрения в виде су

Рис. 1. Влияние доз и состава минеральных удобрений на изменение общего количества клеток водорослей (*на оси ординат* — млн. на 1 г почвы).

1 — нижний уровень, 2 — верхний уровень.



перфосфата, азотнокислого аммония и хлористого калия в дозах $N_{60}P_{90}K_{120}$ — нижний уровень (НУ) и $N_{120}P_{180}K_{240}$ — верхний уровень (ВУ). Опыт закладывали согласно ортогональному плану. Навески торфа (20 г) в чашках Коха инкубировали при влажности 70% от полной влагоемкости, освещении 4000 лк и температуре 23±3°C в зимний и 27±3 в летний периоды. Опыт продолжался в течение года.

Полученные данные о видовом составе были проанализированы с помощью фитоценологических методов. Для сравнения видового состава рассчитывали коэффициент общности по Л. И. Малышеву (1972) — $К_М$, а для сопоставления соотношения численности клеток отдельных видов или морфологии сообщества водорослей его рассматривали подобно фитоценозу, который Л. Г. Раменский (1938) считал многомерной системой с *n* координатами.

В. И. Василевич (1962) разработал метод для определения количественного сходства близких по видовому составу ассоциаций, а В. А. Зайкова (1968) применила его для сравнения удобренного и неудобренного участков одного и того же фитоценоза.

По расстоянию между двумя точками, определяющими положение ценозов в многомерном пространстве, можно судить о степени их близости или различия. Расстояние между двумя точками обозначается буквой *R*, и чем больше этот коэффициент, тем больше морфологическое различие ценоза

$$R=\sqrt{(X_1-X_2)^2+(Y_1-Y_2)^2+(Z_1-Z_2)^2+\ldots},$$

где X_1, Y_1, Z_1 — весовые обилия первого, второго, третьего видов, а X_2, Y_2, Z_2 и т. д. — вес этих же видов в другом фитоценозе.

При анализе морфологии водорослевого сообщества мы использовали вместо весового обилия численность клеток каждого вида водорослей.

Кроме того, выявленные виды водорослей были разбиты на группы с учетом их жизненных форм не по видовому составу, как это делали раньше (Штина, Голлербах, 1976), а тоже по числу клеток каждого вида водорослей.

Результаты и их обсуждение

Анализ численности водорослей показал, что без внесения фосфора, находящегося в торфе в минимуме, водоросли вообще не развиваются, и поэтому варианты без внесения фосфора не анализировали.

Из всех испытанных факторов на фоне фосфора сильнее действует азот совместно с калием, чем каждый из этих факторов в отдельности. Высокие дозы удобрений в любых сочетаниях снижают общую численность водорослей. Однако закономерности по взаимодействию элементов остаются такие же, как и при низких дозах (рис. 1).

С изменением состава и увеличением доз вносимых удобрений меняются виды доминанты и содоминанты (табл. 1). Некоторые виды выпадают вообще, но есть и «сквозные» виды, численность клеток которых хотя и уменьшается с увеличением доз, однако из группировки они не исчезают. Это зеленая водоросль *Chlorchormidium nitens* и желтозеленые *Bumilleria klebsiana*, *Pleurochloris magna*, *P. lobata*, *Botrydiopsis arhiza*. Физиологическое состояние клеток водорослей *Chlorchormidium nitens* и *Ch. flaccidum* показывает, что они находятся в угнетенном плазмолизированном состоянии. Недаром численность клеток этих водорослей при высоких дозах удобрений в большинстве вариантов падает. И только в варианте NPK количество клеток *Ch. nitens* незначительно увеличивается.

ТАБЛИЦА 1

Изменение численности клеток водорослей видов доминантов и содоминантов с изменением состава и увеличением доз вносимых удобрений (тыс. клеток на 1 г абс. сухой почвы)

Вид	P		PK		NP		NPK	
	НУ	ВУ	НУ	ВУ	НУ	ВУ	НУ	ВУ
Зеленые								
Chlorchormidium nitens	480	317	1674	970	287	225	1314	1595
Ch. flaccidum	332	24	418	—	—	—	716	106
Chlorococcum humicola	96	—	314	149	165	105	1069	319
Muriella magna	95	23	426	—	—	—	354	106
Chlorochytrium paradoxum	—	113	105	299	226	45	716	514
Желтозеленые								
Bumilleria klebsiana	378	45	1256	1045	309	239	1912	1489
Pleurochloris magna	237	249	524	599	103	60	236	319
P. lobata	332	91	314	299	62	30	834	213
Botrydiopsis arhiza	166	68	105	744	184	30	118	850
Heterothrix exilis	—	—	942	299	—	—	—	—
Bumilleria sicula	—	—	837	—	62	15	480	—

Однако среди зеленых и особенно среди желтозеленых водорослей встречаются виды, численность которых возрастает и порой значительно с увеличением доз фосфора и азота с фосфором по фону калия. Эти виды водорослей, видимо, способны существовать в широких пределах концентрации солей. Таким образом, в условиях высоких концентраций солей рост и жизнеспособность являются процессами независимыми.

Сопоставляя общность видов ($К_М$) (табл. 2), мы пришли к выводу, что при внесении высоких доз удобрений видовой состав зеленых водорослей больше всего меняется, если в почву не вносится азот, в вариантах P и PK, а у желтозеленых водорослей — в вариантах P и NPK.

ТАБЛИЦА 2

Изменение общности видов и морфологии сообщества водорослей с изменением состава и увеличением доз вносимых удобрений

Варианты сравнения	Тип водорослей			
	зеленые		желтозеленые	
	$К_М$	R	$К_М$	R
$P_{НУ} - P_{ВУ}$	—0.20	73.6	+0.33	51.4
$PK_{НУ} - PK_{ВУ}$	—0.14	30.6	+0.66	43.9
$NP_{НУ} - NP_{ВУ}$	+0.75	22.4	+1.00	22.2
$NPK_{НУ} - NPK_{ВУ}$	+0.40	31.6	+0.43	45.9

Закономерности изменения количественного соотношения клеток различных видов или морфологии сообщества по вариантам у зеленых и желтозеленых водорослей сходны, но отличаются от таковых при анализе видового состава.

По-разному участвуют в изменении видового состава и морфологии водорослевых сообществ зеленые и желтозеленые водоросли. Так, при низких дозах удобрений, если вносится один фосфор, больше меняется видовой состав зеленых водорослей, чем желтозеленых, а соотношение численности клеток видов в этих вариантах больше меняется у желтозеленых. Видовой состав желтозеленых и особенно зеленых водорослей изменяется при внесении высоких доз фосфора, в то время как соотношение численности клеток отдельных видов

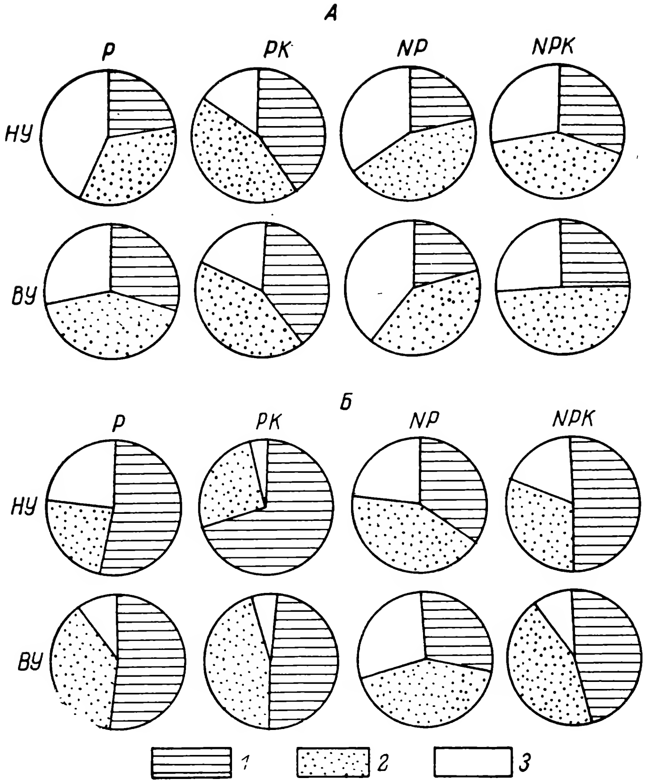


Рис. 2. Изменение числа видов (*А*) и клеток (*Б*) водорослей (%) некоторых жизненных форм при внесении разных доз и сочетаний минеральных удобрений.

1 — Н-форма, 2 — Ch-форма, 3 — X-форма.

больше меняется у желтозеленых. Чем больше вносится компонентов удобрений, тем меньше изменение видового состава зеленых и желтозеленых водорослей (табл. 3).

Анализ видов водорослей по жизненным формам при изменении состава и доз вносимых удобрений, проводимый обычным геоботаническим методом, особых различий не выявил (рис. 2, *А*). Тогда мы рассчитали численность клеток водорослей сходных жизненных форм и выразили ее тоже в процентах (рис. 2, *Б*).

Были получены исключительно интересные сведения. Оказалось, что с увеличением доз удобрений при всех изучаемых сочетаниях их возрастает число кле-

ТАБЛИЦА 3

Участие зеленых и желтозеленых водорослей в изменении общности видов и морфологии сообществ водорослей с изменением состава и увеличением доз вносимых удобрений

Варианты сравнения	Тип водорослей							
	зеленые				желтозеленые			
	НУ		ВУ		НУ		ВУ	
	$K_М$	R	$K_М$	R	$K_М$	R	$K_М$	R
P—PK	—0.17	23.1	—0.43	78.8	—0.10	44.7	+0.14	82.3
P—NP	0.00	44.5	—0.66	68.5	+0.10	60.3	+0.70	87.0
P—NPK	+0.27	30.9	—0.10	78.4	+0.10	57.0	+0.66	87.4
PK—NPK	+0.55	32.6	—0.14	69.2	+0.70	33.1	+0.33	62.1
NP—NPK	+0.20	23.7	0.00	44.1	+0.50	25.1	+0.43	25.1

ток видов, относящихся к Ch-форме, и уменьшается число клеток видов, относящихся к H- и X-формам. Особенно это проявляется в вариантах без внесения азота.

К Ch-форме, по Штиной, относятся виды, отличающиеся исключительной выносливостью к экстремальным условиям (Штина, Голлербах, 1976).

Таким образом, предложенный нами метод сочетания количественного и качественного анализа водорослей дал возможность шире применить фитоценологические методы и получить интересные дополнительные сведения об изменении структуры сообщества водорослей при внесении различных соотношений и доз вносимых удобрений.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1962). О количественной мере сходства между фитоценозами. В кн.: Проблемы ботаники, 4. Л., Наука. — Воронов А. Г. (1963). Геоботаника. М,. Высшая школа. — Зайкова В. А. (1968). О количественных показателях степени изменения лугового фитоценоза при удобрении. В кн.: Проблемы ботаники, 10. Л., Наука. — Малышев Л. И. (1972). Флористические спектры Советского Союза. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л., Наука. — Некрасова К. А. (1973). Методические проблемы при изучении активной части почвенной альгофлоры. Тез. докл. V делегатск. съезда ВБО. Киев. — Некрасова К. А., Бусыгина Е. А. (1979). Неравномерность пространственного распределения водорослей в почве. Почвоведение, 10 — Новичкова-Иванова Л. Н. (1967). Основные принципы и методы фитоценологического исследования почвенных водорослей. Тр. Кировск. с.-х. инст., 40. Киров. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз. — Штина Э. А. (1959). Сообщества водорослей основных типов почв СССР и их диагностическое значение. Бот. ж., 44, 8. — Штина Э. А. (1960). Методы учета почвенных водорослей как составной части почвенной микрофлоры. Почвоведение, 5. — Штина Э. А., Голлербах М. М. (1976). Экология почвенных водорослей. М., Наука. — Forest H. S. (1962). Analysis of the soil algal community. Frans Amer. Microscop. Soc., 81.

Кировский педагогический институт.

Получено 16 III 1981.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.1 (47+57)

ГЕОРГИЙ АНДРЕЕВИЧ БОРОВИКОВ
(к 100-летию со дня рождения)

T. M. GOLD, V. S. ALEXEEV-POPOV. GEORGY ANDREYEVICH BOROVIKOV (IN COMMEMORATION OF THE 100th BIRTHDAY)

14 XI 1981 исполнилось 100 лет со дня рождения известного украинского ботаника доктора биологических наук профессора Георгия Андреевича Боровикова (1881—1958).

На протяжении 40 лет он руководил кафедрой анатомии и физиологии растений в Одесском сельскохозяйственном институте, одним из организаторов которого он был, а также в Одесском государственном университете им. И. И. Мечникова (с 1948 по 1953). В период с 1920 по 1934 г. он возглавлял некоторые опытные учреждения.

Г. А. был ботаником-натуралистом, ученым широкого профиля. [1]

Г. А. вырос в крестьянской семье, на хуторе, находящемся в южной части степной черноземной полосы, в бывшем Мариупольском уезде Екатеринославской губ. Юный натуралист имел большие возможности для наблюдения природы, и прежде всего его интересовало поведение птиц.

Будучи гимназистом 7—8 классов, он посылает небольшие сообщения о результатах своих наблюдений в журнал «Естествознание и география»; два из них были опубликованы в 1902—1903 гг.

Поступив в 1902 г. на естественное отделение физико-математического факультета Новороссийского университета в Одессе, Г. А. первоначально намерен был заниматься орнитологией.

Он обработал свои наблюдения над птицами, обитающими в Мариупольском уезде, сделал доклад в студенческом биологическом научном кружке и затем опубликовал довольно обширную работу в сборнике этого кружка.

Хотя в те годы проблема защиты окружающей среды еще не приобрела той остроты, которая характерна для нашего времени, уже в этой работе звучит протест против хищнического отношения к природе: «Степь теряет всю прелесть своей оригинальной физиономии, вымирает как таковая, а с ней вымирают ее характерные представители животного мира. . . И если мы не в состоянии совершенно предотвратить смерть ее, то необходимо присоединить свой голос к тем, кто ратует давно уже за сохранение заповедных участков, как А. А. Браунер и профессор Танфильев, где бы могла сохраниться флора и фауна степи на неопределенно долгое время. Этого требуют интересы науки и чисто практической жизни» (Боровиков. Г. А. (1907). Материалы для орнитологии Екатеринославской губернии. Сб. студ. биолог. кружка при Новорос. унив., № 2: 35).

Однако вскоре интересы Г. А. все больше перемещаются в область ботаники, в частности флористики, под влиянием В. А. Ротерта — нового заведующего кафедрой ботаники. Этот блестящий ученый и талантливый организатор сплотил вокруг себя группу одаренных педагогов и исследователей и наиболее активных студентов, создал научную школу.

---

[1] Начало пути Г. А. как натуралиста было уже кратко освещено в печати одним из авторов данной статьи (Гольд Т. М. (1960). Первые шаги Г. А. Боровикова как натуралиста. Научн. ежегодн. Одесск. гос. унив., 2. Биол. фак.: 134).

В организованном им студенческом биологическом научном кружке наиболее активное участие наряду с Г. А. Боровиковым принимали А. А. Сапегин (впоследствии академик АН УССР, выдающийся специалист по генетике и селекции) и А. Н. Криштофович, крупный авторитет в области палеоботаники и геологии (академик АН УССР и член-корреспондент АН СССР).

Флористические исследования Г. А., начатые в Одесской обл., охватывают в это время Кубанскую обл., где он собрал материалы по флоре споровых и открыл не известный для этих мест вид папоротника *Cystopteris sudetica*, южный берег Таганрогского залива, включая большой участок целинной ковыльной степи, где был собран большой гербарий (414 видов). Результаты этих исследований были им освещены в ряде публикаций.

После окончания университета, во время летних каникул в 1909 и 1910 гг., Г. А. принимал участие в почвенно-ботанических экспедициях в Сибири, организованных Переселенческим управлением. Здесь он изучал растительный покров Северного Заангарья, территории, расположенной между реками Ангарой и Подкаменной Тунгуской. Результаты экспедиций были отражены в двух обширных публикациях, в которых Г. А. дал не только описание растительных формаций этого края, не изученного до него ботаниками, но указал на причины происхождения формаций и роль человека в их развитии. Кроме того, им была составлена карта растительности края и был опубликован список собранных растений. Основной гербарий, собранный Г. А., хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР.

Таким образом, первые годы своей научной деятельности Г. А. посвятил главным образом флористике и геоботанике.

Однако еще во время обучения в университете Г. А. стал интересоваться вопросами анатомии и физиологии растений. В 1905 г. профессор Ротерт предложил студентам естественного отделения тему для исследования на соискание золотой медали: «Отношение растений к алюминию». В своем отзыве на представленные работы Ротерт высоко оценил необыкновенное трудолюбие, «научную инициативу и, так сказать, экспериментаторскую жилку» Г. А. Боровикова; работа Г. А. дала ряд ценных результатов и была удостоена золотой медали. (Отзыв ординарного профессора Ротерта о студенческих работах по физиологии растений на тему «Отношение растений к алюминию». Одесса, 1906, 28 с.; Rothert W. (1906). Botanische Zeitung, H. 111, S. 43—52).

В 1907 г. после окончания университета с дипломом первой степени Г. А., по представлению Ротерта, был зачислен лаборантом на кафедру ботаники, а позднее переведен на должность ассистента.

В 1911—1913 гг. Г. А. выполнил основные исследования по теме магистерской диссертации «Действие солеобразных веществ на скорость роста растительного организма». Дополнительные опыты были проведены во время командировки в 1913—1914 гг. в Праге, где он работал в лабораториях известных ученых профессоров Б. Немеца и Ф. Чапека. Отметим, что проблема роста растений фактически занимала центральное место в исследованиях ученых кафедры ботаники Новороссийского университета (Манойленко К. В. (1969). Очерки по истории изучения фитогормонов в отечественной науке. Л., Наука).

Рассмотрим содержание диссертации Г. А.

Напомним, что в то время господствовали представления, односторонне сводившие процесс роста к растяжению клеточных оболочек под влиянием осмотического давления клеточного сока. Против такого рода механистических представлений и были направлены поставленные диссертантом эксперименты по изучению влияния на рост растений различных кислот, щелочей, солей и некоторых органических соединений. Тот факт, что из изученных соединений наибольшее влияние на скорость роста оказывали кислоты в определенных концентрациях, автор связывал с наибольшим воздействием последних на процесс набухания, гидратации биоколлоидов плазмы.

Выдвинутая Г. А. гипотеза о тесной связи роста растений с коллоидальными свойствами плазмы была положительно встречена крупнейшими отечественными физиологами Д. И. Ивановским («Физиология растений», изд. 2-е, 410 с.) и В. И. Палладиным («Физиология растений», изд. 9-е, 1922, 278 с.).

Первые сообщения по теме диссертации, которые Г. А. опубликовал в 1914 г. на страницах немецкого журнала «Biochemische Zeitschrift», вызвали интерес у ученых. Крупный физико-химик В. Оствальд, редактор журнала «Kolloid Zeitschrift», предложил Г. А. сотрудничать в журнале. Там и было опубликовано следующее сообщение. Полностью работа Г. А. опубликована в Одессе в 1916 г. («Зап. Новорос. общ. естествоисп.», т. 16).

В 1916 г. в Новороссийском университете Г. А. успешно защитил диссертацию, после чего он получил степень магистра ботаники и был зачислен приват-доцентом университета. Ему был поручен новый курс биологии растений.

За время пребывания в Праге Г. А. выполнил ряд экспериментальных работ, результаты которых были опубликованы. Он исследовал действие центробежной силы на пластиды растительных клеток, на формообразовательный процесс у растений; применяя центробежную силу, он добился изменения полярности у водоросли *Cladophora*, что было первым случаем изменения полярности у зеленого растения. Там же была выполнена работа о действии фенолов и крезолов на проницаемость плазмы («Вісті Одеського сільсько-господарського Інституту», 1927, 3). Следующая работа по этой проблеме — о влиянии кальция, калия и аммония на проницаемость плазмы — была сделана к 1917 г. (результаты ее опубликованы также в «Вістях Одеського сільсько-господарського інституту», 1927). Проблема проницаемости плазмы тесно связана с основной гипотезой диссертации Г. А. о зависимости скорости роста от гидратационного потенциала плазмы. Г. А. с удовлетворением отмечал, что за годы, прошедшие после опубликования его первых работ по данному вопросу, накопилось немало фактов, подтверждающих эту гипотезу.

Академик АН УССР Н. Г. Холодный отметил крупную научную заслугу Г. А. Боровикова, который первым указал «на значение для роста растений гидратации коллоидов клетки» (Холодный Н. Г. (1956). Избр. труды в 3-х томах, т. 1. Работы по физиологии растений. Киев, с. 400).

В 1947 г., основываясь на гормональной теории роста, Г. А. вновь подтверждает обоснованность своих выводов о роли гидратации коллоидов плазмы в процессе роста растений. Гидратация биоколлоидов создает более благоприятные условия для работы фитогормона ауксина, а он, являясь кислотой, должен оказывать также положительное действие на гидратационный потенциал плазмы («Тр. Одесск. с.-х. инст.», 1947, 4: 5—12).

После победы Великой Октябрьской социалистической революции необходим был приток научных сил в область сельского хозяйства для развития опытного дела. Г. А. был назначен в 1920 г. директором Вознесенской сельскохозяйственной опытной станции без отрыва от своей основной работы в вузах Одессы. В этой должности в труднейших условиях Г. А. проявил свои незаурядные организаторские способности.

Разработанная им обширная программа работ опытной станции успешно претворялась в жизнь, она включала борьбу с засухой, изучение наиболее эффективных предшественников озимых и яровых культур, сортоиспытания, изучение одно- и многолетних кормовых культур и др. Результаты работы были освещены в 13 выпусках «Трудов» станции.

В начале 1928 г. Г. А. был переведен на пост директора Винодельческой опытной станции под Одессой, где он работал до конца 1933 г. (в последние годы заместителем директора по научной части). Здесь он организовывает некоторые новые отделы, привлекает к работе специалистов, закладывает новый опытный виноградник, отвечающий требованиям методики полевого опыта, а также создает сеть опорных пунктов, организует издательскую деятельность и т. д. Тем самым Г. А. способствовал превращению небольшой опытной станции в Научно-исследовательский Украинский институт виноградарства и виноделия, которому в 1936 г. было присвоено имя В. Е. Таирова.

В эти годы появился ряд работ Г. А. по виноградарству. В работе «Анатомия и физиология прививки у виноградной лозы» (1935) по-новому освещены жизненные процессы, происходящие в виноградной лозе под влиянием прививок. В 1936 г. вышла из печати работа «Современное состояние виноградарства и перспективы освоения виноградной культурой нижнеднепровских песков», в которой были подведены итоги многолетних исследований. Он впервые составил карты песчаных почв нижнеднепровского массива, показал последовательность их освоения, что позднее было положено в основу генерального плана использования сыпучих песков под сельскохозяйственные культуры.

Во время своих поездок в долину Днепра Г. А. проводил также наблюдения над диким, так называемым херсонским виноградом *Vitis sylvestris*, нашел ранее не известные растения этого вида с гермафродитными цветками, что, по мнению Г. А., является доказательством происхождения культурного *Vitis vinifera* от этого дикого вида.

За работы в области сельского хозяйства Комитет Всесоюзной сельскохозяйственной выставки наградил Г. А. Боровикова Малой золотой медалью.

Следует особо отметить многолетнюю педагогическую деятельность Г. А. Боровикова. После установления советской власти в Одессе в 1918 г. был создан Одесский сельскохозяйственный институт, и Г. А. с полным правом называют наряду с другими видными учеными одним из основателей института. С 1919 г. он переходит полностью на работу в ОСХИ, где в течение 40 лет проходит его педагогическая, административная и общественная деятельность. Он читал здесь курсы анатомии и физиологии растений и сельскохозяйственной микробиологии, заведывал кафедрой физиологии и сельскохозяйственной микробиологии, а с 1948 г. — объединенной кафедрой ботаники и физиологии растений. Г. А. занимал также различные административные должности, в 1920 г. был помощником директора, в 1922—1923 гг. — ректором института, затем в течение ряда лет— деканом виноградарского и позже агрономического факультетов.

В 1924 г. Г. А. был утвержден в звании профессора. Украинская академия наук присуждает ему в 1935 г. ученую степень доктора ботаники без защиты диссертации, а в 1937 г. он был утвержден ВАКом в ученой степени доктора биологических наук по совокупности работ. [2]

Свою основную работу в ОСХИ Г. А. совмещал с работой в других вузах (Одесский фармацевтический институт, Тираспольский сельскохозяйственный институт), с 1948 по 1953 г. по совместительству он был профессором и заведующим кафедрой физиологии растений в Одесском государственном университете им. И. И. Мечникова.

Г. А. был талантливым педагогом, его лекции были содержательны, тщательно продуманы в методическом отношении, ему была присуща живая заинтересованность в глубоком усвоении слушателями материала лекций.

За время своей многолетней педагогической работы Г. А. воспитал несколько поколений научных работников и практиков, которым он до последних дней своей жизни щедро отдавал глубокие знания и богатый опыт. Из его воспитанников многие стали видными учеными (например, в области виноградарства — С. А. Мельник, А. М. Негруль, А. Г. Мишуренко и др.).

Г. А. пользовался большим авторитетом и любовью коллег и студентов, для которых он был не только замечательным преподавателем, но и подлинным наставником. При сдержанности и даже внешней суровости он был добрым, доступным и чрезвычайно доброжелательным человеком.

Своей преданностью науке, высокими моральными качествами ученого-патриота Г. А. Боровиков снискал заслуженное уважение своих коллег и многочисленных учеников. Его исследования вошли в историю отечественной ботанической науки.

Т. М. Гольд, В. С. Алексеев-Попов.

Одесский государственный университет.

Получено 29 IV 1981.

---

[2] Перечень печатных работ Г. А. Боровикова был опубликован (Бассарская М. А. (1961). Укр. бот. ж., 18, 2: 93—95).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941.002.01 : 581.9 : 581

Б. М. Миркин. Теория и практика фитоценологии. Новое в жизни, науке, технике. Серия «Биология», № 7. — М.: Знание, 1981. 64 с. Ц. 11 коп.

V. N. GOLUBEV. B. M. MIRKIN. THE THEORY AND PRACTICE OF THE PHYTOCOENOLOGY. LIFE, SCIENCE AND ENGINEERING NEWS. 1981

Фитоценозы являются органичным и существенным блоком большинства экосистем Земли и поэтому фитоценология (геоботаника) входит в разряд важнейших современных наук. Такое ее положение, естественно, ставит перед фитоценологами ответственную и актуальную задачу популяризации своей науки. Оригинальных отечественных и переводных работ по фитоценологии, а тем более специальных трудов по общей и частной экологии у нас сейчас много, чего нельзя сказать о популярных очерках по фитоценологии, рассчитанных на широкие читательские массы.

Брошюра Б. М. Миркина, опубликованная издательством «Знание» в серии «Биология», своевременно заполняет этот пробел и вполне отвечает задаче знакомства массового читателя с основами фитоценологии, изложенными с позиций новейших достижений, взглядов и направлений этой науки. Большим ее достоинством является образно-метафорический, живой и интересный язык, облегчающий понимание и усвоение довольно сложных положений и закономерностей. Занимательность и остроумие, эмоциональность и темпераментность повествования, несомненно, привлекут значительную читательскую аудиторию, сделают брошюру популярной.

Весьма удачными в этом отношении примерами могут служить броские и интригующие наименования разделов, важных специальных понятий: «упаковка» экологических ниш; «специалисты, бродяги и подпольщики» как типы основных стратегий выживаемости популяций; «интимная сфера сообщества», или область взаимовлияний растений в ценозе; «пирог наполеон и калейдоскоп», раскрывающие особенности вертикальной и горизонтальной структуры фитоценозов; «сообщества-хамелеоны» — фигуральное обозначение сезонной и разногодичной динамики; «сладкоежки»-нитрофилы и др. Но в этом плане, возможно, есть и издержки. Так, подраздел «неуживчивые виды-индивидуалисты» раскрывается весьма туманно и метафора здесь представляется надуманной, искусственной.

Обильное привлечение выразительных сравнений и метафор гармонично сопряжено с научной строгостью анализа всех главных разделов фитоценологии. Можно даже сделать упрек за употребление многочисленных специальных терминов и понятий, приводимых без каких-либо пояснений, по-видимому, мало доступных неподготовленному читателю. Не расшифрована сущность ординационных методов (с. 12), идиобиологии (с. 55), явлений сменнодоминантности и полидоминантности (с. 56) и др.

Вслед за определением фитоценоза и общей характеристикой фитоценологии излагается учение о континууме растительности как важнейшее теоретическое основание современной фитоценологии. Дискретность и непрерывность растительных сочетаний показаны очень убедительно и доступно.

Обстоятельно мотивируются понятия о ценопопуляциях и современные представления об экологических нишах, о фитоценотипах, даются возрастная структура ценопопуляций и их типы. Интересно объясняются видовое богатство ценозов и взаимоотношения между видами, определяющие состав и структуру сообществ, их динамику. Специально обсуждаются вопросы вертикальной структуры, в частности ярусности (или отсутствие таковой) и горизонтального сложения. Показаны сезонные и флуктуационные изменения сообществ. Весьма основательно рассматриваются функциональные свойства сообитания растений, главным образом продуктивность и трансформация энергии и биомассы, круговорот химических элементов в трофических и динамических цепях. Актуальным и современным выглядит анализ сукцессий и ретрогрессий растительности, а также эволюция растительности. Раскрыты практические аспекты фитоценологии, введено понятие об индустриальной геоботанике, показаны основные направления развития фитоценологии. Подчеркивается тесная связь проблем фитоценологии с разработкой научных основ охраны растительного мира.

Как видно из сказанного, в брошюре, несмотря на ее небольшой объем, затрагиваются почти все основные и существенные положения современной фитоценологии. Насыщение текста ссылками на последние исследования за рубежом и в нашей стране актуализирует материал, повышает интеллектуальность изложения, что в свою очередь придает ей еще большую привлекательность и новизну.

Но в брошюре, с нашей точки зрения, есть отдельные упущения и недочеты, которые, хотя они носят частный характер, следует отметить. Так, говоря о тонкой дифференциации экологических ниш в лесу, Миркин указывает, что ветреница и хохлатка «зацветают до распускания листьев» (с. 12). Ввиду двусмысленности этого выражения надо было бы добавить — «на деревьях». На с. 13 речь идет о переживании многолетниками засушливого периода в пустыне с помощью «наземных органов», однако было бы правильнее писать о подземных органах. Указывается (с. 15, 44), что при развитии на излучинах реки сомкнутого травостоя тополь не способен возобновляться, так как его легкие семянки не могут прорастать. Но суть явления не в легких семянках, а в том, что наличие у семян летучек не позволяет им из-за густого травостоя достигать почвы. Приоритет в наименовании ковылей сухотерпцами принадлежит не А. П. Шенникову (с. 19), а И. К. Пачоскому (1916, 1917), и его бы и следовало упомянуть при обращении к соответствующей мысли. Сезонная динамика растительных сообществ наиболее полно у нас разработана не И. В. Борисовой, как полагает Миркин (с. 26), а В. В. Алехиным, А. П. Шенниковым, А. В. Кожевниковым. В выражении: «В качестве накопителей предполагается использовать не традиционную древесину, а одноклеточные водоросли. . .» (с. 36) слова «традиционную древесину» надо было бы заменить на «традиционные древесные растения». Непонятно, почему из поля зрения автора исчезли корневые волоски (с. 36) как основные структуры, увеличивающие поверхность соприкосновения корней с почвой. Они совсем не упоминаются, а микоризе неоправданно придан универсальный смысл. Неточность заключена и в таком предложении: «Однако при зарастании залежи или придорожного отвала, которое длится несколько лет, всегда роль фактора размножения растений больше, нежели изменение среды» (с. 40). Но в данном процессе большую роль играет вегетативное разрастание, например, вейника наземного, пырея ползучего, костра безостого. Поэтому следует говорить о семенном размножении и вегетативном разрастании (в первые годы не сопряженном с вегетативным размножением). Вряд ли горький вкус полынка австрийского (с. 47) является причиной его непоедаемости. Напротив, полынок, как и другие виды полыни, охотно поедают, например, овцы. На с. 54 вместо Ф. Тоцман следует читать Ф. Тецман. Понятие «конструкционная фитоценология» (с. 62) является новацией автора и вряд ли удачной; она соотносится с использованием закономерностей структуры естественных сообществ при моделировании посевов сельскохозяйственных культур. Экотипы понимаются в систематике растений надпопуляционными категориями, а не внутрипопуляционными, как это трактуется в брошюре (с. 62). В списке литературы наряду с фитоценологическими приводятся и работы по экологии без какого-либо пояснения, хотя брошюра, как известно, посвящена теории и практике фитоценологии.

Устранение всех этих неточностей в данном популярном издании основ фитоценологии представляется весьма желательным.

Хочется надеяться, что «Теория и практика фитоценологии» сослужит добрую службу в пропаганде идей этой науки и будет способствовать укреплению ее авторитета среди населения. С большой пользой ее могут прочитать и студенты биологических специальностей вузов, и учителя биологии, а также все интересующиеся растительным покровом Земли и экологическими проблемами.

В. Н. Голубев.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 11 VIII 1981.

УДК 019.941.002.01.581.9

В. В. Петров. Весна в жизни леса. — М.: Наука, 1981. 144 с. Ц. 55 коп.

E. P. MATVEYEVA. *V. V. PETROV*. SPRING TIME IN THE LIFE OF FOREST. 1981

Научно-популярная брошюра «Весна в жизни леса» В. В. Петрова является третьей книгой автора, посвященной жизни растений и растительности среднерусской природы. В первой из них (Петров, 1975) дается характеристика растений лесов, лугов, болот, водоемов в различные времена года, во второй (Петров, 1978) рассматриваются только растения лесов с акцентом на их жизненные формы, морфологические и биологические особенности. Рецензируемая книга перекликается с двумя предыдущими, поскольку касается тех же самых объектов, но в ней рассматриваются весенние явления в жизни леса, что представляет большой интерес, поскольку ранней весной редко удается бывать в лесу и наблюдать пробуждение растений.

Книга начинается с раздела «К читателю», в котором рассказывается об общих приметах весны. Далее следуют 6 глав, посвященных тому, как зимуют лесные растения, а также весенним особенностям развития отдельных видов деревьев, кустарников, кустарничков, трав, грибов в хвойных и лиственных лесах. Последняя, седьмая, глава посвящена развитию леса в разные по метеоусловиям годы в различных природных условиях. В «Заключении» автор подытоживает все вышеизложенное и обращает внимание на необходимость бережного отношения к лесу как сложному растительному сообществу и к отдельным видам, часть которых уже занесена в «Красную книгу СССР» в качестве редких и исчезающих видов.

В книге дается систематическое описание большого числа наиболее известных и широко распространенных растений среднерусских лесов — деревьев (ильм, вяз, осина, береза, клен, дуб, черемуха, рябина, ель, сосна и др.), кустарников (орешник, бузина, волчье лыко, бересклет, калина, можжевельник), кустарничков (черника, брусника), 18 видов трав, а также трех видов папоротников и 1 вида хвоща и приводятся краткие аннотации по их морфологии, экологии, биологии. Наряду с большим количеством информации чисто ботанического характера автор сообщает много сведений о полезных свойствах растений и возможностях их использования как в народном хозяйстве, так и для домашнего употребления. Например, о плодах калины красной сообщается, что они используются для приготовления мармеладов; кора этого растения содержит кровеостанавливающие вещества. Молодые побеги папоротника орляка обыкновенного съедобны, а листья обладают противогнилостными свойствами и могут быть использованы для перекладывания овощей и фруктов при домашнем консервировании; в золе этого растения много калия и она может использоваться при варке мыла и стекла. Рассказано о полезных качествах березы (о теплопроводности древесины, о бересте как материале для поделок и др.), липы, ряда хвойных пород.

Кроме сведений, имеющихся в обычных определителях, автор приводит много данных, которые могут представить интерес не только для читателей без специального образования, но и для ботаников. Так, например, раскрыто значение названия *Lonicera xylosteum*: род — по фамилии ботаника XVII века Адама Лоницера, а название вида, означающее в переводе «древесная кость», дано растению за прочность древесины. Очень интересно написана глава о ранневесенних грибах. Весной редко кто собирает грибы, и поэтому их внешний облик менее знаком, чем летне-осенних грибов. Автор описывает 7 видов, из которых 3 (сморчок, строчок, сморчковая шапочка) съедобны, но требуют отваривания в течение 10—20 мин; 4 (дисцина, урочка, саркоцифера, стробилюрус) не представляют интереса для грибников, но весьма своеобразны по форме и окраске. Интересны и некоторые частные замечания, например о том, что семена клена остролистного прорастают весной, еще под снегом, или о том, что дуб черешчатый, страдающий от поздневесенних заморозков, способен дать вторую генерацию побегов и листьев, если первая уничтожена морозом или насекомыми, и многие другие.

Заканчивая рецензию, нельзя не отметить ценность подобных брошюр, в популярной форме несущих научные сведения. Приводятся русские и латинские названия растений, даны их фотографии (16 черно-белых и 4 цветных). Принятый автором стиль временами напоминает определитель, но привлечение оригинальных наблюдений о морфологии, биологии, экологии, фенологии растений смягчает «сухость» обычного определителя.

Книга производит хорошее впечатление, содержит много полезных и интересных сведений, но написана несколько менее увлекательно, чем две предыдущие.

ЛИТЕРАТУРА

Петров В. В. (1975). Из жизни зеленого мира. М., Просвещение. — Петров В. В. (1978). Мир лесных растений. М., Наука.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 IV 1981.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.394.75

Cytotaxonomical Atlas of the Pteridophyta. Cytotaxonomical Atlases. III. A. Löve, D. Löve, R. E. G. Pichi-Sermolli. J. Cramer in der A. R. Ganter Verlag Kommanditgeselschaft, Fl. — 9490, Vaduz, 1977; XVIII+398 pp. (Цитотаксономический атлас папоротникообразных. Цитотаксономические атласы. III. А. Лёве, Д. Лёве, Р. Е. Г. Пики-Сермолли, 1977)

А. Е. БОБРОВ. (*A REVIEW*)

Опубликованный в начале 1977 г. цитотаксономический атлас папоротникообразных является третьим в серии атласов, которая началась с публикации в 1974 г. «Cytotaxonomical Atlas of the Slovenian Flora», а в 1975 г. — «Cytotaxonomical Atlas of Arctic Plants». Первый атлас был рецензирован в июльском номере «Ботанического журнала» в 1975 г. М. Э. Кирпичниковым и Д. В. Лебедевым, тогда как на второй атлас большая рецензия была написана Б. А. Юрцевым и опубликована в декабрьском номере этого же журнала в 1976 г.

Для участия в работе над третьим атласом A. и D. Löve пригласили известного итальянского птеридолога профессора R. Pichi-Sermolli, который отвечал за систематику папоротников. A. и D. Löve составили списки хромосом папоротникообразных, а также обработали таксономически семейства *Huperziaceae*, *Lycopodiaceae*, *Equisetaceae* и роды *Osmunda*, *Pteridium*, *Parathelypteris* и *Wagneriopteris*.

Книга представляет собой общий перечень таксонов папоротникообразных мира — 446 родов, включаемых в 65 семейств. Основные хромосомные числа («basic numbers — x») указаны для родов, а диплоидные 2n — для видов и разновидностей. Приведенное диплоидное число сопровождается ссылкой на публикацию. К сожалению, место сбора не указывается, что, на наш взгляд, обедняет это издание.

Составление атласа — это большая трудоемкая работа; авторы выполнили ее в течение семи лет.

В «Предисловии» освещаются вопросы гибридизации, апомиксиса и полиплоидии; специальные разделы посвящены основным числам хромосом и «таксономическим соображениям». В библиографии содержится обширный перечень работ; в основном это работы японских и индийских, а также европейских исследователей. Авторы указывают, что процессы мейоза у представителей *Lycophytina*, *Sphenophytina* и *Psilophytina* ближе к таковым у *Spermatophyta*, чем у *Filicophytina*. В связи с этим высказывается мнение о возможности полифилетического происхождения папоротникообразных.

Как уже было отмечено в рецензиях на первые два атласа, A. и D. Löve придают большое значение основным числам хромосом, считая вслед за E. Wilson (1900), что каждому виду свойственно лишь одно основное число хромосом. Согласно A. и D. Löve, основные числа — это очень важные эволюционные характеристики, необходимые для выяснения границ родов. Авторы приводят теоретическое основное число, а в скобках помещают «вторичное», или производное. Составители атласа указывают, что установление основных чисел для родов папоротников носит предварительный характер. По мнению рецензентов предыдущих атласов, приведение для родов гипотетических основных чисел не оправдывает себя и лучше давать диплоидные числа, подсчитанные в процессе работы.

В разделе «Гибриды и апомикты» «Предисловия» авторы подчеркивают, что у настоящих папоротников явление агамоспории, что соответствует агамоспермии или диплоспории цветковых, встречается гораздо чаще, чем у покрытосемянных. Спорофит папоротников нередко образуется не в результате оплодотворения сперматозоидами яйцеклеток архегониев, а прямо — из центральной части заростка; при этом в спорангиях агамоспорических видов образуется вместо 64 нормально развитых гаплоидных спор лишь 32 жизнеспособные споры с диплоидным числом хромосом. К сожалению, сведения о гибридогенных таксонах не включены в атлас, хотя хорошо известно о наличии межвидовых и межродовых гибридов у папоротников, достаточно устойчивых и таксономически фиксированных.

Составители атласа освещают вопрос о временно́м и пространственном аспектах явления полиплоидии в этой группе. Указывается, что полиплоидия здесь, возможно, повторная, что связано с несомненной древностью папоротникообразных. Согласно A. и D. Löve, все полиплоидные папоротникообразные — типичные паналлоплоиды. Наши подсчеты (Бобров, 1965) показали, что полиплоиды в этой группе составляют свыше трети видового состава.

Следует отметить, что сводки чисел хромосом папоротникообразных публиковались и ранее; начало им было положено публикацией в 1950 г. книги I. Manton «Problems of Cytology and Evolution in the *Pteridophyta*», имени которой посвящается рецензируемый нами атлас. Индийские цитологи, используя данные Manton, F. Fabbri (1963), A. Chiarugi (1960), создали схему эволюции папоротникообразных на основании основных чисел хромосом и повторных полиплоидий (Abraham et al., 1962). В рецензируемом атласе сведены данные по 2600 видам, что составляет примерно 20% видового состава папоротникообразных мира.

Всем родам в атласе даны номера согласно последней системе папоротникообразных Pichi-Sermolli, изложенной в его «Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi» (1977). Номера родов разнятся на цифру 10, что, по мнению авторов, позволит добавлять новые или перемещать уже известные роды без изменения основной нумерации. Новым и ценным здесь является то, что филогенетическое положение таксонов отражено в расположении родов внутри семейств: более примитивные представители размещаются в начале, а далее следуют производные, более молодые. В этой связи следует отметить, что почти одновременно с систематической обработкой группы, осуществленной Pichi-Sermolli (1977), была опубликована сводная статья J. Crabbe с соавторами (1975). Авторы приняли более крупный объем семейств и вместо 65 семейств папоротникообразных, приведенных в рецензируемом атласе, указывают лишь 34 семейства с многочисленными подсемействами. Нам представляется слишком дробным расчленение папоротникообразных, принятое в атласе. Кроме того, в тексте атласа опубликован ряд комбинаций, которые, на наш взгляд, следовало бы напечатать отдельно.

Просмотр отечественных видов *Pteridophyta*, помещенных в рецензируемом атласе, показал, что из 220 видов для 153 (а это составляет 65% видового состава) приведены числа хромосом (Бобров, 1972). Почти исключительно — это данные иностранных исследователей. Из отечественных указывается лишь работа П. Г. Жуковой и В. В. Петровского (1972), посвященная растениям о. Врангеля, где опубликовано число хромосом ($2n=18$) для *Selaginella sibirica* (Milde) Hieron. Публикация этих же авторов 1975 г. о числах хромосом растений Западной Чукотки в списке литературы атласа отсутствует: в этой статье приводится другое число для *S. sibirica* — $2n=20$ и для *Botrychium lunaria* (L.) Sw. $2n > 80$.

Несомненно, цитотаксономический атлас A. и D. Löve и R. Pichi-Sermolli — нужное и полезное справочное пособие. Плотный пластиковый переплет, ясная, крупная печать и относительно небольшие размеры позволяют использовать атлас при полевых исследованиях. Для отечественных ботаников выпуск атласа может послужить стимулом специального цитотаксономического анализа папоротникообразных СССР — этой своеобразной древней группы высших сосудистых растений.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров А. Е. (1965). Значение цитологических данных для систематики и филогении *Pteridophyta*. Бот. ж., 50, 3. — Бобров А. Е. (1972). Семейства папоротникообразных флоры СССР. Бот. ж., 57, 1. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля. II. Бот. ж., 57, 4. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Abraham A., Ninan C. A., Mathew O. M. (1962). Studies on the cytology and phylogeny of the *Pteridophyta*. J. Ind. Bot. Soc., 41, 3. — Chiarugi A. (1960). Tavole cromosomiche delle *Pteridophyta*. Caryologia, 13. — Crabbe J. A., Jermy A. C., Michel J. T. (1975). A new generic sequence for the pteridophyte herbarium. Fern Gazette. 11, 2—3. — Fabbri F. (1963). Primero supplemento alle Tavole cromosomiche delle *Pteridophyta* di Alberto Chiarugi. Caryologia, 16. — Pichi-Sermolli R. E. G. (1977). Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. Webbia, 31, 2. — Wilson E. B. (1900). The cell in development and heredity. 2 ed.

А. Е. Бобров.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VII 1980.

УДК 019.941 : 002.01

Последний номер шведского ботанического журнала «Botaniska Notiser» (1980, v. 133, № 4, p. 413—655)

D. V. LEBEDEV. (*A REVIEW*). THE LAST ISSUE OF THE BOTANICAL JOURNAL «BOTANISKA NOTISER»

В 1980 г. прекратил свое существование один из старейших ботанических журналов мира, издававшийся в Лунде под эгидой Лундского ботанического общества, — «Botaniska Notiser». Он был основан в 1839 г., и только два периодических издания из числа выходящих поныне и посвященных ботанике старше его — это «Curtis's Botanical Magazine» (в строгом смысле не журнал, а продолжающийся изданием атлас цветных изображений растений с их кратким описанием), публикуемый с 1787 г., и «Flora», выходящая с 1818 г.

Вместе с «Botaniska Notiser» перестают издаваться еще три журнала: датские «Botanisk Tidsskrift» (вышло 75 томов, начиная с 1866 г.) и «Friesia» (издавался с 1932 г., вышло 10 томов) и норвежский «Norwegian Journal of Botany» (вышло 27 томов с 1952 г.). Дело в том, что ботаники Дании, Норвегии и Швеции пришли к выводу о целесообразности объединения своих усилий и вместо четырех изданий впредь публиковать одно — международное. Решение это было принято 5 марта 1980 г. и, как мы видим, быстро реализуется. Новый журнал «Nordisk Journal of Botany» начал выходить в 1981 г., но его первый номер к моменту написания настоящей рецензии еще в ленинградские библиотеки не поступал.

Редакция «Botaniska Notiser» сочла необходимым подвести в последнем номере некоторые итоги 142-летней истории журнала, поместив статью его главного редактора Г. Querмарка «„Botaniska Notiser“, 1839—1980, и развитие ботаники, отраженное в нем» (с. 415—442). Эта статья представляет большой интерес для понимания истории ботанической периодики вообще, а не только одного конкретного издания.

Инициатором создания журнала был один из основоположников современной микологии Элиас Фриз, выступивший с этим предложением в 1838 г. Уже в следующем году вышел первый номер. Вначале журнал печатался в Лунде, в 1847—1870 гг. он издавался в Упсале и Стокгольме, а в 1871 г. вернулся в Лунд, где и выходил до самого конца. Характер журнала постепенно менялся. На первых порах он был в основном научно-популярным, рассчитанным на ботаников-любителей, но со временем становился все более строго научным. В течение 120 лет это было чисто национальное издание, публиковавшее работы на шведском языке, но с 1970 г. основная часть статей печаталась на английском языке, а некоторые — на немецком и французском.

Долгое время «Botaniska Notiser» был частной собственностью, и только в 1922 г. перешел в ведение Лундского ботанического общества. Штатной должность редактора стала лишь в 1975 г.

В статье Веймарка много места уделяется редакторам журнала, опубликованы портреты некоторых из них.

Первым редактором был талантливый ботаник А. Линдблом, ученик выдающегося альголога К. Агарда. Он в возрасте 19 лет защитил диссертацию, но не сделал ботанической карьеры из-за конфликта между Агардом и Фризом, а преподавал философию. 51 год во главе журнала стоял ученик Я. Агарда альголог К. Нордстедт, который был редактором с 1871 по 1921 г. Дальний потомок К. Линнея, не имевший докторского диплома, он был очень эрудирован во многих разделах ботаники, особенно в систематике растений и в истории науки. Ему в значительной степени обязан журнал своей популярностью.

После Нордстедта журнал вели альголог Х. Кюлин (1922—1928), генетик и селекционер лесных деревьев Н. Сюльва (1929—1937), систематики Г. Веймарк (1938—1949, 1956—1957), Х. Йельмквист (1950—1953, 1958—1964), Т. Нордлинх (1954—1955). После 1965 г. здесь, как и во многих других зарубежных научных журналах, установилась строгая сменяемость редакторов и членов редколлегий.

Вторую часть статьи Веймарка составляет анализ тех материалов, которые были опубликованы на 48 500 страницах 133 томов журнала. Анализ этот проведен в нескольких аспектах: по содержанию (все статьи разнесены по 18 тематическим группам), по национальности авторов, по языку публикации. Кроме того, приводятся интересные данные о количестве страниц за каждый год и о среднем числе страниц на одну статью. Все сведения расположены в хронологическом порядке — по годам, но, к сожалению, в виде очень плохо читаемых миниграфиков. Было бы гораздо лучше для восприятия свести все материалы в таблицы с указанием в них точных чисел. Однако с помощью кратких сопроводительных текстов и сейчас можно установить, что журнал носил отчетливо выраженный таксономический характер. Устойчиво держалось преобладание работ по систематике и номенклатуре высших растений, по низшим же выделяются пики, приходящиеся на 50-е и 70—90-е годы XIX в. и 30—50-е годы XX в., что отчасти связывается с деятельностью Нордстедта и Кюлина. Пики публикаций по анатомии и морфологии высших растений расположены в 1875—1895 и 1960—1980 гг.

За время существования журнала вышло 18 специальных номеров (включая рецензируемый), посвященных преимущественно различным юбилейным датам. С 1953 г. Лундское ботаническое общество издает в виде приложения к журналу хорошо известную ботаникам всего мира серию монографий «Opera Botanica». В журнале печатались библиографические указатели текущей шведской ботанической литературы за 1858—1906 гг. Составлением их занимался Т. Крок, автор вышедшего впоследствии ценнейшего библиографического пособия «Bibliotheca botanica Suecana» (1925), в котором собраны воедино сведения о всех публикациях по ботанике, вышедших в Швеции с начала книгопечатания по 1918 г. включительно, а также краткие биографические справки об их авторах.

Третья часть статьи содержит обзор содержания опубликованных работ по отдельным ботаническим дисциплинам с целью показать, как в журнале был отражен общий прогресс ботаники, а также ее развитие в Швеции. Задача эта — особенно при крайне ограниченном объеме, отведенном на ее решение, — очень трудная, и судить о качестве ее выполнения должен был бы целый коллектив специалистов.

Второй юбилейной статьей является небольшая работа А. Кюлина «Издательская политика в шведской ботанике» (с. 443—450). В ней особое внимание обращено на два момента. Во-первых, на то, что большинство ботанических журналов создано и существует при разных академиях и научных обществах. Во-вторых, на возникшую после окончания Второй мировой войны тенденцию к интернационализации изданий. Ее результатом явилось основание в Швеции двух журналов международного характера: «Physiologia Plantarum» (1948) и «Oikos» (1949). Продолжением этой тенденции служит и создание нового ботанического журнала, объединяющего ботаников Дании, Норвегии и Швеции и открывающего свои страницы для ученых всех других стран.

Поскольку Лундское ботаническое общество прощается со своим печатным органом, 118 томов которого вышли в Лунде и за который общество несло ответственность в течение 59 лет, было признано необходимым поместить еще одну, третью, юбилейную статью О. Алукброна «Три века ботаники в Лундском университете, краткая история» (с. 451—474). В ней дана характеристика наиболее крупных ученых, преподававших в университете, начиная с 1668 г., помещено много портретов. Среди этих ботаников мы находим ученика Линнея Э. Лидбекка — основателя Лундского ботанического сада, и энциклопедиста А. Ретциуса, читавшего курсы ботаники, зоологии, минералогии, химии и экономики. В XIX в. университет украшали отец и сын Агарды — основоположники современной альгологии, и Ф. Арескоуг, занимавшийся и систематикой, и морфологией, и анатомией, и физиологией, и географией растений. Из лундских ботаников XX в. представлены систематик и флорист Х. Мурбекк, изучавший флоры Швеции и Северной Африки, морфологию цветка, развитие семян и апомиксис и создавший монографии ряда трудных родов, Т. К. Фриз (внук Э. Фриза), изучавший флору тропических стран Африки, Г. Веймарк, обративший свои интересы к Южной Африке. Благодаря деятельности последних трех ботаников Лунд в XX в. стал одним из центров ботанического исследования Африки — от севера до юга. Но в Лунде в этом же веке трудились и представители других дисциплин, в том числе генетики. Одним из них был Г. Нильсон, всю жизнь занимавшийся изучением родов *Salix* и *Oenothera*, а затем и *Secale*, но прославившийся своими весьма экстравагантными эволюционными теориями (см. Баранов П. А., Лебедев Д. В. Дискуссия о значении полиплоидии и Гериберт Нильсон. Бот. ж., 1955, т. 40, № 4, с. 548—552). Другим был основоположник изучения генетики количественных признаков и выдающийся селекционер Х. Нильсон-Элле. В целом мы видим здесь набор имен, могущих украсить любой ботанический научный центр.

В остальных статьях номера излагаются результаты конкретных исследований в основном сотрудников Лундского университета.

До сих пор вышло два сводных указателя содержания «Botaniska Notiser» — за 1839—1938 и 1939—1958 гг. В ближайшее время выйдет указатель за 1959—1980 гг. Таким образом, библиографическими средствами будет подведена черта под всей историей журнала.

Когда настоящая рецензия выйдет в свет, мы, вероятно, уже будем держать в руках первые номера нового журнала «Nordisk Journal of Botany». Тогда мы получим возможность судить, выиграла ботаника от проведенной реорганизации или проиграла. А, может быть, и то и другое — в каких-то отношениях она выиграет, а в других проиграет.

Д. В. Лебедев.

Ленинградский отдел
Института истории естествознания и техники
АН СССР.

Получено 28 V 1981.

УДК 019.941.002 : 01 : 581.16

Reproduction in flowering plants (Ed. E. J. Godley at al.). New Zealand Journal of Botany, 1979, v. 17, N 4, 250 p. (Размножение у цветковых растений. Ред. Е. Дж. Годли и др.). 1979

M. M. LODKINA. (*A REVIEW*)

Сборник объединяет 16 докладов (или краткое их изложение), представленных на Международном симпозиуме, посвященном разным аспектам антэкологии. Симпозиум был организован Королевским обществом Новой Зеландии и проходил в г. Кристчерче (Новая Зеландия) 5—10 II 1979. Естественно, что в нем отражены основные направления, по которым развивается в наши дни антэкология.

H. G. Baker (США) в докладе, которым открывается сборник, так определил содержание слова «антэкология»: это наука о различных экологических аспектах биологии опыления (и распространения семян). Однако уже состав представленных докладов говорит о том, насколько эта молодая еще наука уже вышла за пределы, очерченные ее названием. В ней важное место занимают вопросы эволюции и видообразования, изучение экосистем, экспериментальные исследования с использованием методов цитофизиологии, электронной микроскопии, биохимии, культуры тканей, а также эмбриологии. Поскольку существенным звеном антэкологии являются вопросы инбридинга, аутбридинга и несовместимости, то для изучения управления этими процессами оказалось необходимым привлечение генетики.

Baker дал обзор развития антэкологии, зарождением которой он считает обнаружение пола у растений и первые наблюдения перекрестного опыления, и в особенности выявление его преимущества перед самоопылением, на что самое серьезное внимание обратил Дарвин. Проследив и проанализировав причины ряда подъемов и спадов интереса к этой науке, Baker отметил, что только в 30-х годах нашего столетия в связи с синтетическим изучением эволюции антэкология начала стремительно развиваться. Важной вехой было установление того факта, что полная зависимость от одного опылителя — редкое явление, что двудомные и однодомные растения могут иметь одинаковое строение цветков, а также обнаружение случаев, когда нектароносными оказывались только мужские цветки. Все эти факты способствовали возникновению отношения к опылению как элементу экосистемы. Периоду подъема в этой науке сопутствовало совершенствование методов исследования, позволивших, например, проводить ночное наблюдение над опылением. Однако автор подчеркивает, что, несмотря на очевидную пользу технического прогресса в экспериментальной антэкологии, необходимо расширение биологических наблюдений, и заключает, что с этим надо спешить, пока экосистемы не нарушены вмешательством человека.

Для антэкологов вообще и, может быть, для изучающих флоры умеренных широт особенно интересны антэкологические исследования в мало им знакомых влажнотропических лесах, для которых в противоположность лесам других зон характерны разнообразие видового состава, разобщенность растений, принадлежащих к одному виду, и асинхронность цветения. Исходя из таких особенностей многие исследователи считали, что там преобладает самоопыление. Инбридинг должен был вести за собой быструю дифференциацию популяций и симпатрию близкородственных видов. Высказывались и иные точки зрения. Повышенный интерес к этому вопросу нашел отражение в дискуссии, развернувшейся на симпозиуме по антэкологии на XII Международном ботаническом конгрессе.

В связи с этим представляет особый интерес сообщение K. S. Bawa (США) о результатах исследования способов скрещивания деревьев во влажнотропических лесах Коста-Рики. Оказалось, что бóльшая часть видов деревьев влажных лесов — зоофильные перекрестники.

Системы скрещивания и системы опыления наиболее разнообразны, по мнению автора, именно в богатых видами дождевых лесах. Особое значение в создании этого разнообразия (в том числе аутогамии и апомиксиса) автор придает опылителям. Он обращает внимание на необходимость пополнения знаний о взаимодействии видов в сообществах и на усиление исследования несовместимости, осуществляемой на уровне пыльца—семяпочка (гаметофитная несовместимость), и условий ее нарушения.

Интересную антэкологическую и филогенетическую оценку содержания крахмала или масел в пыльцевых зернах более тысячи видов покрытосемянных провели H. и I. Baker. Начиная исследование, авторы исходили из предпосылки, что наиболее «примитивные» покрытосемянные имеют крахмалсодержащую пыльцу, а более продвинутые — маслосодержащую. Оказалось, что пыльца современных представителей «примитивных» семейств, так же как и «продвинутых», как правило, не имеет крахмала. Большинство видов с крахмалсодержащими пыльцевыми зернами принадлежат промежуточным по продвинутости семействам. Было подтверждено предположение, что у растений, пыльца которых переносится опылителями из числа перепончатокрылых и двукрылых, отбор шел на богатую маслами пыльцу. Если опылители не питаются пыльцой, то ожидалось накопление в пыльцевых зернах крахмала, процесс отложения которого более экономичен в энергетическом отношении. Однако это не подтвердилось, но совсем по другой причине для растений, цветки которых опыляются бабочками и птицами. Эти цветки имеют необычно длинные столбики, что требует большой затраты пыльцевыми зернами энергии и материалов на построение длинных пыльцевых трубок. Поэтому отбор шел на накопление масла и большие размеры пыльцевых зерен. Авторы обращают внимание на необходимость интенсивных исследований особенно в таких семействах, в которых наблюдается гетерогенность по запасным веществам в пыльцевых зернах.

В докладах E. J. Godley (Новая Зеландия) и J. A. Armstrong (Австралия) сообщалось об антэкологических исследованиях, проводимых соответственно в Новой Зеландии и в Австралии. Во флоре Новой Зеландии поражает широкая распространенность самофертильных гермафродитных растений и разнообразие насекомых-опылителей. В Австралии особенно велико разнообразие переносчиков пыльцы из числа животных, в том числе птиц и летающих и нелетающих млекопитающих. Подчеркивается необходимость первоочередности исследования различных репродуктивных стратегий с экосистемным подходом и то, что, кроме самого процесса опыления, нужно обращать больше внимания на его успешность — на процент семяпочек, давших семена.

Трое других австралийских ученых, H. A. Ford, D. C. Paton и N. Forde, сделали сообщение о птицах как опылителях австралийских растений и показали их преимущество в этой роли: они разносят пыльцу на бо́льшее расстояние, их деятельность меньше зависит от колебаний погодных условий, они одновременно охраняют растения от вредных насекомых. У растений это влечет за собой выработку большего количества нектара и формирование ряда структурных приспособлений.

Результаты подробной проработки сем. *Onagraceae* с целью выяснения соотношения различных способов опыления (перекрестного, инбридинга и смешанного), а также механизмов цветка, способствующих аутбридингу, представил в своем докладе P. Raven (США). Его исследования выявили наиболее существенный процесс в сфере размножения — вторичное возникновение автогамии (преимущественно среди видов, опыляемых пчелами).

Важным разделом антэкологии, получившим наибольшее развитие в последние годы, является изучение несовместимости, контролируемой на уровне взаимодействия пыльцы с рыльцем. В интересном докладе J. Heslop-Harrison (Великобритания) представлены результаты всестороннего исследования взаимодействия пыльцы с рыльцем у злаков, которое выявило физиологические и структурные средства, обеспечивающие достижение той исключительной скорости развития, которая отличает злаки от других семейств, кроме сложноцветных. Для этого изучались гидродинамические процессы в пыльцевых зернах, предшествующие прорастанию, реакция рылец на контакт с пыльцевыми зернами, функции содержащихся в интине белков во время прорастания, строение кончика пыльцевой трубки и процесс ее роста и происходящий при этом синтез материала стенки трубки (все на ультраструктурном уровне), цитология и цитохимия проводниковой ткани. В отличие от медленного роста пыльцевой трубки лилии высокая скорость роста трубки у злаков обеспечивается тем, что уже в момент рассеивания пыльцы в вегетативной клетке имеется и система синтеза стенки пыльцевой трубки и большинство запасных веществ, необходимых для роста. Дается эволюционная оценка этих особенностей.

H. E. Connor (Новая Зеландия) исследовал злаки в ином плане. Он представил обзор систем скрещивания в этом семействе, разнообразие которых включает все переходы от диэции до автономного апомиксиса, однако отсутствуют гетеростилия и спорофитный контроль несовместимости.

В трех докладах F. R. Ganders (Канада), D. Levis (Великобритания) и K. K. Pandey (Новая Зеландия) в центре внимания были генетические основы явления несовместимости. Ganders, в частности, отметил, что современные модели выявляют возникновение диаллельной системы самонесовместимости прежде появления морфологических различий и возможность включения функциональной гинодиэцийной стадии в эволюции диаллельной самонесовместимости. Levis провел интересное сравнение генетической основы несовместимости у цветковых растений и у высших грибов (у первых несовместимость обязана присутствию аллелей, сходных в пыльце и столбике, а у грибов — присутствию несходных аллелей в копулирующих клетках).

E. C. Cocking (Великобритания) сообщил о гибридизации путем слияния протопластов как новом способе преодоления несовместимости при половой гибридизации. Этот прием позволяет избежать несовместимости пыльцы и рыльца, пыльцы и столбика, несовместимости гамет и постзиготической несовместимости, когда не получается координации между эндоспермом и зародышем (в тех случаях, когда ее не удается преодолеть культивированием зародыша in vitro). Еще одним преимуществом этого метода является сохранение цитоплазмы обоих родителей, что дает возможность анализа цитоплазматических факторов.

D. G. Lloyd (Новая Зеландия) затронул вопрос об оценке участия родительских партнеров в репродукционном процессе покрытосемянных. Эмбриологическим исследованиям полезных растений был посвящен доклад N. Prakas (Австралия).

Большинство статей сборника сопровождается обширной библиографией.

М. М. Лодкина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 VIII 1981.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

«Ботанический журнал» является печатным органом Всесоюзного ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает следующие разделы: 1. Обзорные статьи, 2. Оригинальные статьи, 3. Сообщения, 4. Новые таксоны 5. Флористические находки, 6. Охрана растительного мира, 7. Методика ботанических исследований, 8. Юбилеи и даты, 9. Потери науки, 10. Критика и библиография, 11 Хроника, 12. Информация о деятельности ВБО, 13. Письма в редакцию.

В «Ботаническом журнале» печатаются, как правило, статьи членов Всесоюзного ботанического общества. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать адрес, фамилию, имя и отчество автора, его специальность, ученую степень и звание и членство в ВБО.

Редакция «Ботанического журнала» просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы.

2. Статьи, являющиеся результатом исследований, проведенных в научно-исследовательских учреждениях или производственных организациях, должны иметь соответствующее направление. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь рекомендации их руководителей.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа.

3. **Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать: для обзорных статей — 25 машинописных страниц, напечатанных через два интервала; для оригинальных статей — 20; для сообщений — 15. В этот объем входят литература и рисунки (текстовые и вклейки; число последних — не больше двух). Объем рисунков не должен превышать $^1/_4$ объема статьи.**

4. В редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры).

5. Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.

6. В статье ничего не следует подбивать на машинке черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше, римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв «П» и «Ш, обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если же цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры.

Необходимо в сомнительных случаях отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например: О — прописная буква, о — строчная буква, 0 — нуль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

7. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть написаны на машинке. Авторы таксонов пишутся один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

8. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

9. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение названия по первым буквам; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. п.

10. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании.

Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «. . . указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «. . . как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных работ «. . . указывал еще A. Engler (1909)» или «. . . как прежде указывалось (Engler, 1909). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

11. Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Литература».

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводятся работы отечественных авторов в алфавитном порядке в русском, украинском и других подобных написаниях (кириллицей), затем иностранных авторов в латинском алфавите. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ, 2) инициалы автора или авторов ставятся после фамилий, 3) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке: (1960а,б) — для отечественных авторов и (1960a, b, c) — для иностранных авторов. При повторном упоминании в тексте одного и того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов — однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилия автора, инициалы, год (в круглых скобках), заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (арабскими цифрами, без слов «том», «выпуск»).

Для книг приводятся фамилия и инициалы автора, год (в скобках), полное название книги, место издания и издательство. Должны быть опущены такие библиографические данные как указание на число страниц, иллюстраций, на стоимость издания. Место издания и издательство указываются для обобщающих сводок («Флор», «Определителей» и т. д.), монографий, сборников и всех других непериодических изданий. Ссылки на статьи коллективных изданий даются так: В кн.: . . . Место издания и издательство не указываются для журналов и регулярно публикуемых трудов.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке с указанием места хранения рукописи и обозначением «дис.».

12. Все таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковую нумерацию, которая ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, в скобках слово «таблица» сокращается, например: (табл. 2).

13. Формат всех иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах, они должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом.

Нумерация всех рисунков (текстовых и на вклейках) единая и ведется в порядке первого упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте пишется сокращенно: рис. 1, рис. 2 (в круглых скобках или в общем контексте), на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделение легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

14. Статьи, публикуемые в разделе «Новые таксоны», должны иметь русские тексты описаний новых таксонов. Публикация новых таксонов (видов и внутривидовых таксонов) будет осуществляться только при присылке типа или изотипа этих таксонов.

15. Авторы оригинальных и обзорных статей должны представлять к печати резюме (на отдельном листе). Желательно текст резюме сопровождать переводом на английский язык.

Все статьи должны иметь аннотацию, которая помещается после заглавия статьи. Размер резюме определяется объемом статьи, но не должен превышать 15 строк на машинке.

16. Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий, следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должны быть указаны название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья. В конце реферата должно быть приведено число названий в библиографии и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать одной страницы машинописного текста. Реферат нужно представлять в двух экземплярах.

17. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно выслана обратно в редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное ее получение не приостанавливают печатание статьи.

18. Редакция посылает автору бесплатно 25 оттисков статьи.

19. Недоработанные статьи и статьи, написанные с несоблюдением «Правил», возвращаются автору.

CONTENTS

Page

E. A. Vanstein. Some problems in lichen physiology. III. Mineral nutrition 561

E. M. Lavrenko. Plant communities and their classification 572

L. A. Kuprianova, O. V. Tscherneva. Pollen morphology and ultrastructure of palynoderma in the species of the genus *Cousinia* (*Asteraceae*) in relation to the systematics of the genus 581

A. V. Galanin, L. V. Marina. Arealogical and ecologo-coenotical correlative analysis of the flora of the Kurkure Mountain Range (Eastern Altai) 590

A. K. Frolov, T. K. Goryshina. The particularities of the photosynthetic apparatus of trees in the urban environment 599

COMMUNICATIONS 610

G. M. Levin. Contributions to the study of evolution of the family *Punicaceae*. (610). — **G. V. Pustovoit, T. S. Fedorenko.** The peculiarities of fertilization during the distant hybridization of *Helianthus tomentosus* (*Asteraceae*) with some other species of this genus. (618). — **S. G. Sambuk.** To the establishment of the floristic incompleteness in plant communities. (625). — **A. F. Titov, S. N. Drozdov, S. P. Kritenko.** The studies on the induced heat resistance in *Cucumis sativus* (*Cucurbitaceae*). (632). — **S. Ya. Faizullina.** Dynamics of the vegetational cover of Tatar Predvolzhye after the works by academician S. I. Korzhinsky. (638). — **D. N. Temniskova-Topalova, T. F. Kozyrenko.** On the diatoms of the chocrac sediments of the western part of the Eastern Paratethis (North-eastern Bulgaria). (643). — **E. V. Petchenjuk.** Rare water plants in the Hopiorsk reservation. (647). — **P. L. Lvov.** Mountain-xerophytic vegetation in Daghestan. (651). — **D. V. Dubyna.** The distribution, ecology and coenologia of *Trapa natans* (*Trapaceae*) in the Ukraine. (659). — **D. B. Arkhangelsky.** Palynological iconotheca, its aims and tasks. (667). — **A. F. Zhivoglyad, G. A. Krivonosov.** On the specific composition and the productivity of the *Charophyta* at the lower reaches of the Volga delta and Northern Caspy. (672).

NEW TAXA 675

I. A. Linczevski. A new Australian genus *Muellerolimon* (*Limoniaceae*). (675).

METHODS IN BOTANICAL RESEARCH 679

G. P. Djuryagina. A contribution to the method of introduction of rare and vanishing plants. (679). — **K. A. Nekrasova, E. A. Busygina.** The use of the phytocoenotical methods in studying the formation of the algae groupings under the influence of mineral fertilizers. (687).

ANNIVERSARIES 693

T. M. Gold, V. S. Alexeev-Popov. Georgy Andreyevich Borovikov (in commemoration of the 100th birthday). (693).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 697

V. N. Golubev. *B. M. Mirkin.* The theory and practice of the phytocoenology. Life, science and engineering news. 1981. (697). — **E. P. Matveyeva.** *V. V. Petrov.* Spring time in the life of forest. 1981. (699). — **A. E. Bobrov.** (*A review*). Cytotaxonomical atlas of the Pteridophytes. Cytotaxonomical atlases. III. A. Löve, D. Löve, R. E. G. Pichi-Sermolli. (700). — **D. V. Lebedev.** (*A review*). The last issue of the botanical journal «Botaniska Notiser». (702). — **M. M. Lodkina.** (*A review*). Reproduction in flowering plants 1979. (704).

Rules for the authors of the «Botanical Journal» 707

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Е. А. Вайнштейн. Некоторые вопросы физиологии лишайников. III. Минеральное питание . . . 561

Е. М. Лавренко. Растительные сообщества и их классификация . . . 572

Л. А. Куприянова, О. В. Чернева. Морфология пыльцы и ультраструктура палинодермы видов рода *Cousinia* (*Asteraceae*) в связи с систематикой рода . . . 581

А. В. Галанин, Л. В. Марина. Ареалогический и эколого-ценотический анализ флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай) . . . 590

А. К. Фролов, Т. К. Горышина. Особенности фотосинтетического аппарата некоторых древесных пород в городских условиях . . . 599

СООБЩЕНИЯ . . . 610

Г. М. Левин. Материалы к познанию эволюции семейства *Punicaceae*. (610). — **Г. В. Пустовойт, Т. С. Федоренко.** Особенности оплодотворения при отдаленной гибридизации *Helianthus tomentosus*. (618). — **С. Г. Самбук.** К выявлению флористической неполночленности растительных сообществ. (625). — **А. Ф. Титов, С. Н. Дроздов, С. П. Критенко.** Изучение индуцированной теплоустойчивости у *Cucumis sativus* (*Cucurbitaceae*). (632). — **С. Я. Файзуллина.** Изменение растительного покрова Татарского Предволжья со времени исследований С. И. Коржинского. (638). — **Д. Н. Темнискова-Топалова, Т. Ф. Козыренко.** О диатомовых водорослях чокракских отложений западной части Восточного Паратетиса (северо-восточная Болгария). (643). — **Е. В. Печенюк.** Редкие водные растения Хоперского государственного заповедника. (647). — **П. Л. Львов.** Нагорно-ксерофитная растительность Дагестана. (651). — **Д. В. Дубына.** Распространение, экология и ценология *Trapanatans* (*Trapaceae*) на Украине. (659). — **Д. Б. Архангельский.** Палинологическая иконотека, ее цели и задачи. (667). — **А. Ф. Живогляд, Г. А. Кривоносов.** О видовом составе и продуктивности харовых водорослей низовьев дельты Волги и Северного Каспия. (672).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 675

И. А. Линчевский. Новый австралийский род *Muellerolimon* (*Limoniaceae*). (675).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . 679

Г. П. Дюрягина. К методике интродукции редких и исчезающих растений. (679). — **К. А. Некрасова, Е. А. Бусыгина.** Использование фитоценологических методов при изучении формирования водорослевых группировок под влиянием минеральных удобрений. (687).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ . . . 693

Т. М. Гольд, В. С. Алексеев-Попов. Георгий Андреевич Боровиков (к 100-летию со дня рождения). (693).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 697

В. Н. Голубев. *Б. М. Миркин.* Теория и практика фитоценологии. Новое в жизни, науке, технике, 1981. (697). — **Е. П. Матвеева.** *В. В. Петров.* Весна в жизни леса. 1981. (699). — **А. Е. Бобров.** *Рецензия.* Цитотаксономический атлас папоротникообразных. Цитотаксономические атласы. III. А. Лёве, Д. Лёве, Р. Е. Г. Пики-Сермолли. 1977. (700). — **Д. В. Лебедев.** *Рецензия.* Последний номер шведского ботанического журнала «Botaniska Notiser». (702). — **М. М. Лодкина.** (*Рецензия*). Размножение у цветковых растений. 1979. (704).

Правила для авторов . . . 707

К СВЕДЕНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ!

Издательство «Наука» переходит на новую систему сбора заказов — ежеквартальные бюллетени. Они будут включать в себя общественно-политическую, естественнонаучную и техническую, а также научно-популярную литературу, намеченную к выпуску в соответствующем квартале. Бюллетени заменят три годовых аннотированных тематических плана, выпускавшихся раньше (кн. 1, кн. 2 и план выпуска научно-популярной литературы).

На книги Главных редакций физико-математической и восточной литературы сбор заказов будет проводиться в прежнем порядке, т. е. по самостоятельным годовым планам.

Тиражи квартальных бюллетеней на 1983 г. поступят в книготорговую сеть в следующие сроки:

I квартал 1983 г. — в августе 1982 г.
II квартал 1983 г. — в ноябре 1982 г.
III квартал 1983 г. — в феврале 1983 г.
IV квартал 1983 г. — в мае 1983 г.

Сбор заказов по каждому бюллетеню будет проводиться в течение 45 дней со дня его поступления в книжный магазин. Заказ Вы можете оформить на почтовых открытках, указав название нужного Вам издания, издательство, год, квартал и позицию, под которой значится книга. Организации и предприятия оформляют свои заказы гарантийными письмами.

Заказы на книги издательства «Наука» принимаются всеми магазинами «Академкнига», магазинами — опорными пунктами этого издательства, а также книжными магазинами, распространяющими общественно-политическую и естественнонаучную литературу.

«АКАДЕМКНИГА»

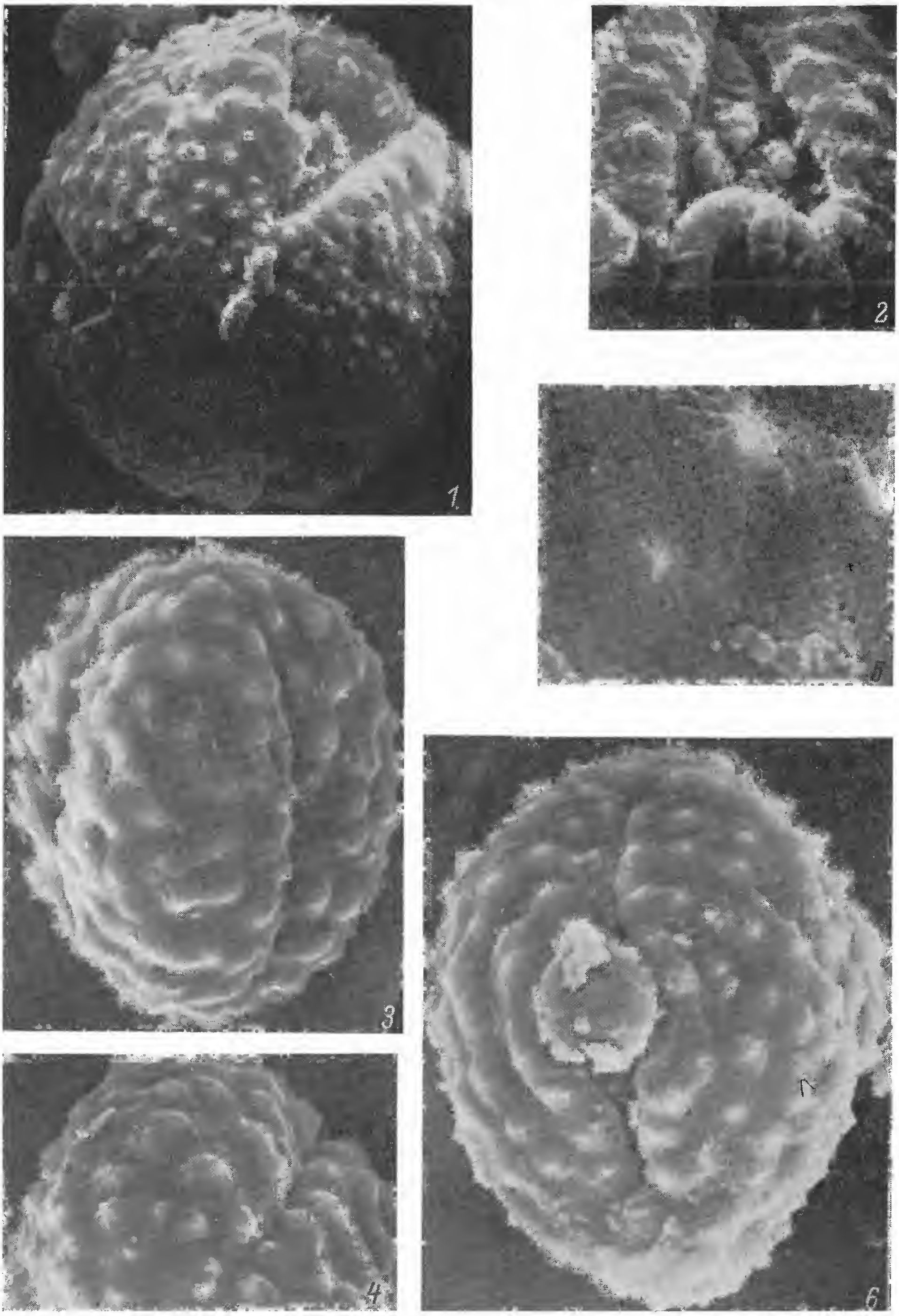


Рис. 1. Пыльцевые зерна рода *Cousinia* (СЭМ).

1 — *C. triflora* — общий вид пыльцевого зерна в полярном положении, на экваторе видны крупные поры, в центре апокольпиума два кусочка трифины, ×1500; *2* — тот же вид — деталь апертуры, виден конец борозды с крупными бугорками на мембране, в центре борозды округлая окаймленная пора, ×5000; *3*, *4* — *C. dolichophylla* — общий вид пыльцевых зерен в экваториальном и полярном положениях, борозды узкие, поры отсутствуют, ×1500; *5* — *C. vavilovii* — поверхность экзины с крупными заостренными бугорками, между которыми видны мелкие перфорации, ×5000 (HFAM, № 198, 1924, Попов); *6* — тот же вид — общий вид пыльцевого зерна в экваториальном положении, в центре борозды крупная округлая пора, борозда короткая, редуцированная, ×1500.

В подписях к рис. 1—2, 5—8 местонахождения исследованных экземпляров даны в том случае, если они отличны от указанных в табл. 1.

К стр. 584

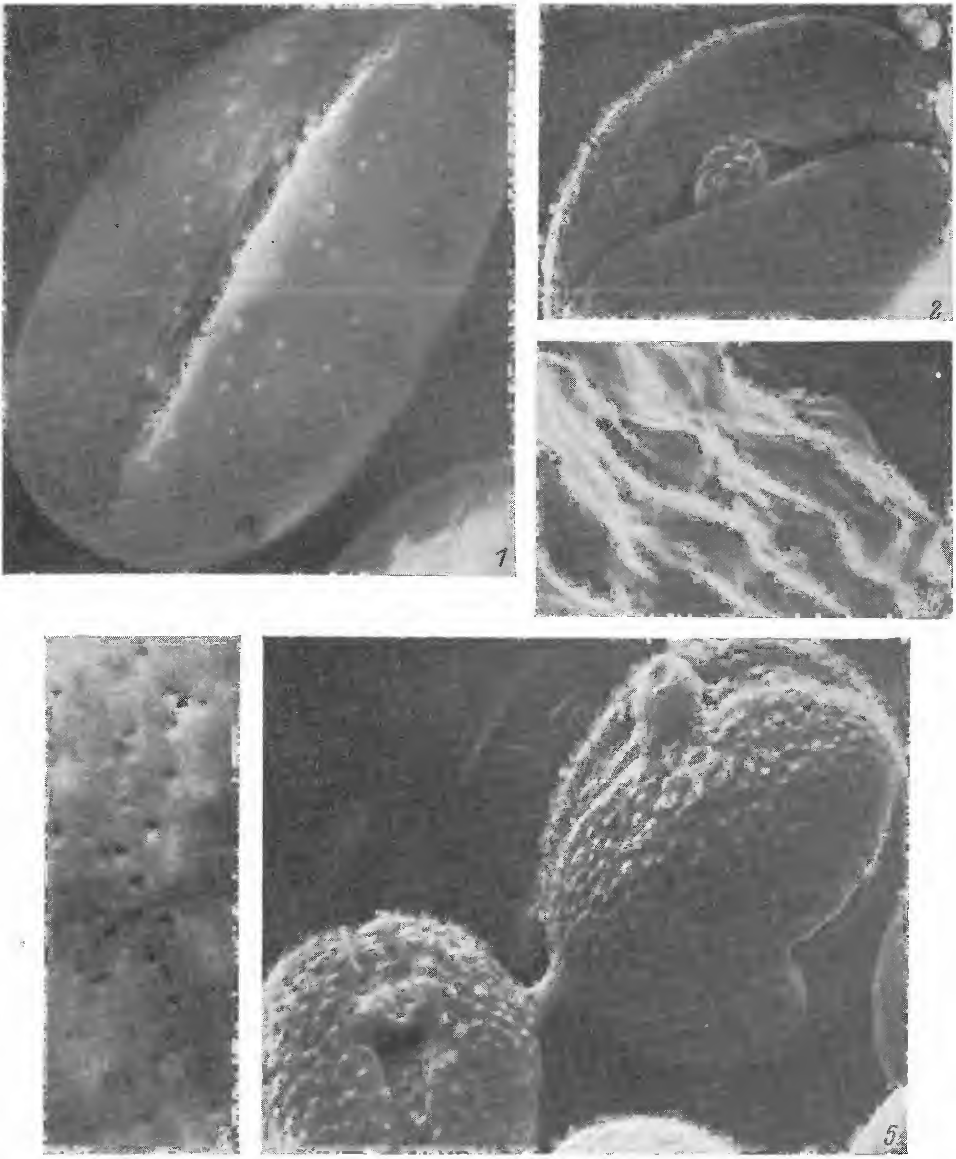


Рис. 2. Пыльцевые зерна рода *Cousinia* (СЭМ).

1 — *C. pannosa* — общий вид пыльцевого зерна в экваториальном положении, борозда узкая, длинная, с редуцированной порой, ×1500 (Гиссарский хр., ущ. Чап-дара, № 1881, Гончаров); *2* — *C. aitchisonii* — общий вид пыльцевого зерна в экваториальном положении, ×1500; *3* — тот же вид — поверхность экзины с небольшими сглаженными бугорками и редкими перфорациями, ×10 000; *4* — *C. badghysi* — поверхность экзины с часто расположенными коническими бугорками и редкими перфорациями, ×10 000; 5 — тот же вид — общий вид пыльцевого зерна в экваториальном положении, ×1500.

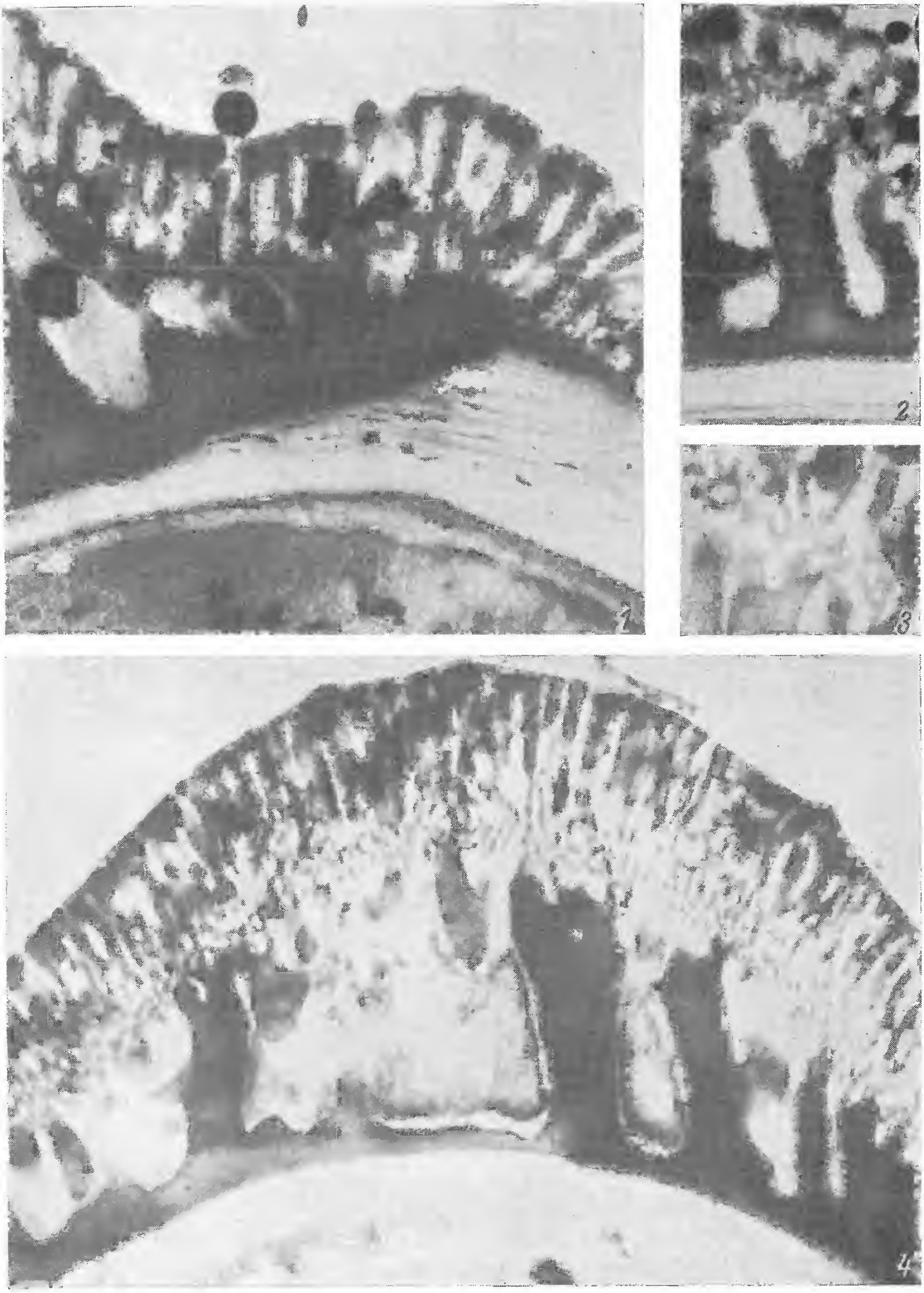


Рис. 5. Ультратонкие срезы оболочки пыльцевых зерен видов родов *Arctium* и *Centaurea* (ТЭМ).

1 — *Arctium tomentosum* — срез экзины в области мезокольпиума у края борозды, ×12 000 (Зайсанская котловина, сухое русло р. Бугаз, № 192, 1955, Грубов и Любарский); *2* — тот же вид — срез экзины в центральной части мезокольпиума, ×12 000; *3* — *Centaurea cyanus* — срез экзины в центральной части мезокольпиума, виден гранулярно-анастомозирующий слой, ×20 000 (окр. ж.-д. ст. Бер-Чогур, № 496, 1927, Русанов); *4* — тот же вид — срез в центральной части мезокольпиума, ×14 000.

К стр. 587

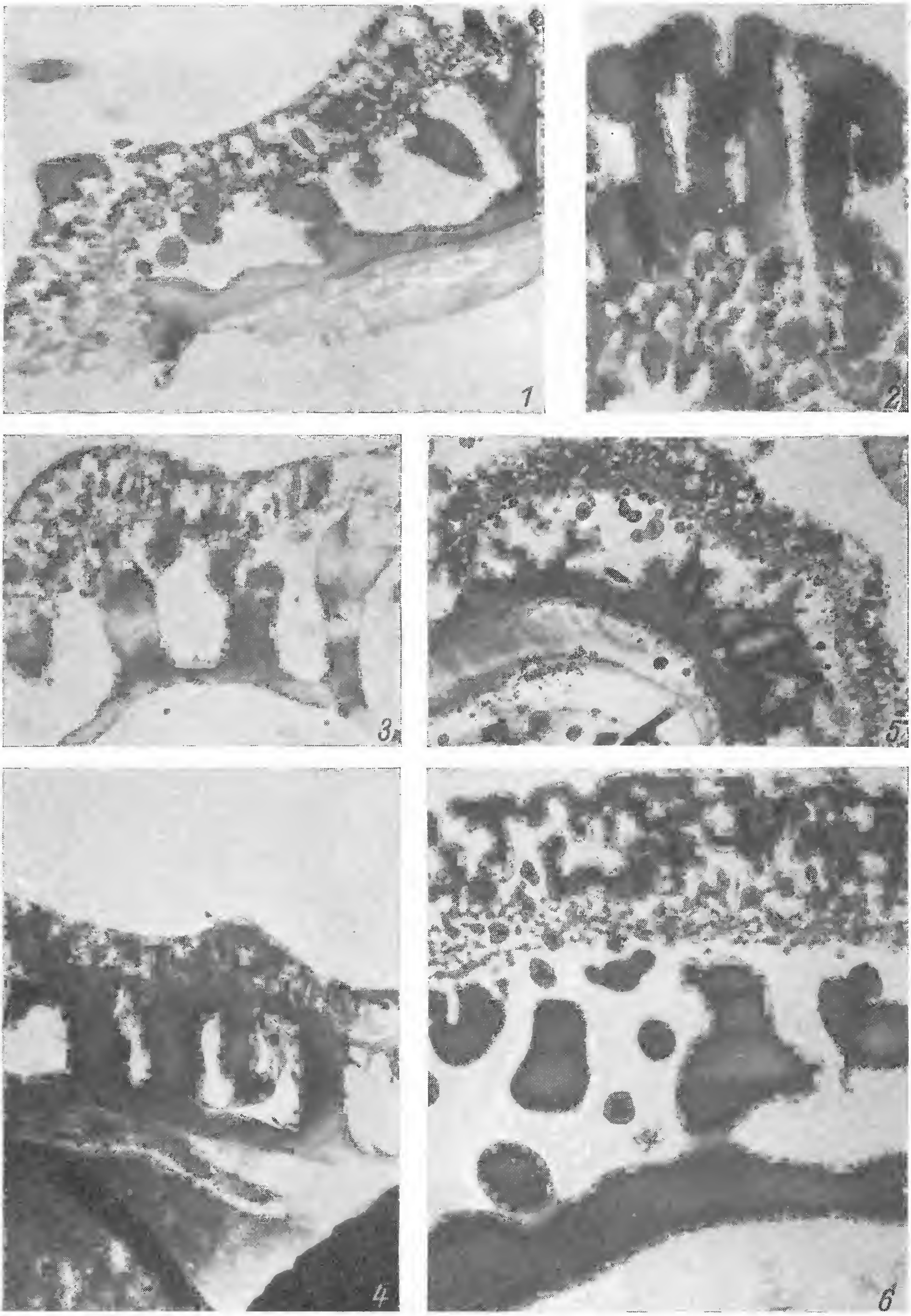


Рис. 6. Ультратонкие срезы оболочки пыльцевых зерен видов рода *Cousinia* (ТЭМ).

1 — *C. arctioides* — срез экзины в области мезокольпиума у края борозды, ×12 000; *2* — тот же вид — срез верхней части экзины в области мезокольпиума, ×22 000; *3* — *C. umbrosa* — срез экзины в области мезокольпиума у края борозды, ×9000; *4* — *C. triflora* — срез экзины в области мезокольпиума, ×6000 (Александровский хр., пос. Уч-булак, 1924, Мокеева и Попов); *5*, *6* — *C. hypopolia* — срез экзины в области мезокольпиума у края борозды; увел. *5* — 4000, *6* — 13 000.

К стр. 587

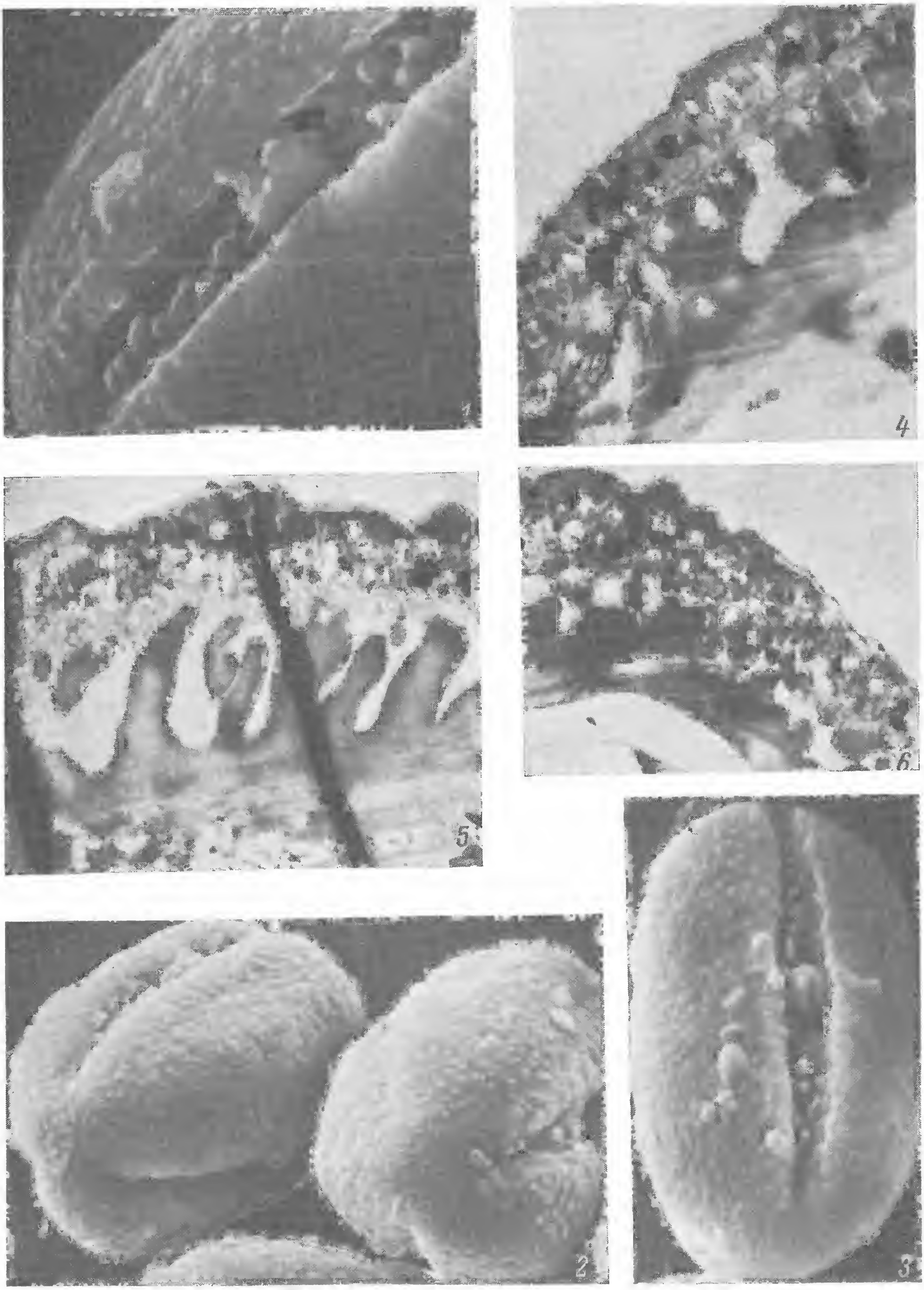


Рис. 7. Пыльцевые зерна (СЭМ) и ультратонкие срезы экзины (ТЭМ) *Cousinia gontscharowii.*

1 — узкая борозда с крупной зернистой мембраной, небольшая округлая пора в центре борозды, ×3000; *2*, *3* — общий вид пыльцевых зерен с полюса и экватора, на поверхности пыльцевых зерен заметны кусочки трифины, ×1500; *5* — срез экзины в области мезокольпиума, ×11 000; *4*, *6* — срезы экзины в области апокольпиума, ×11 000.

К стр. 588

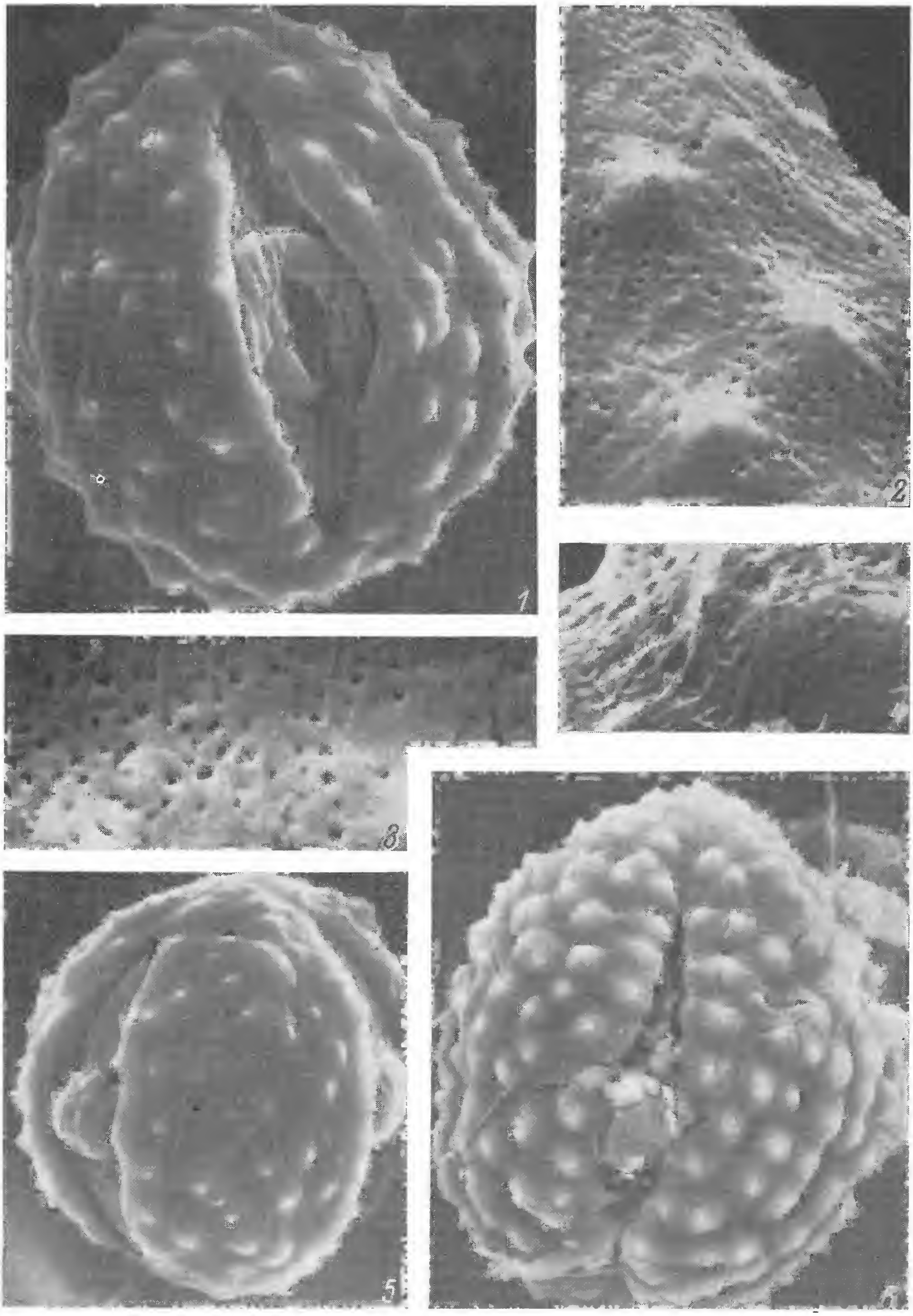


Рис. 8. Пыльцевые зерна рода *Cousinia* (СЭМ).

1 — *C. fedtschenkoana* — общий вид пыльцевого зерна, ×1500 (Гиссарский хр., верховья р. Такоб, № 535, 1959, Коннов и Шимунова); *2* — *C. karatavica* — поверхность экзины с крупными на верхушке заостренными бугорками и окружающими их многочисленными перфорациями, ×5000 (Чу-Илийские горы, 1914, Титов); *3* — тот же вид — поверхность экзины между бугорками с многочисленными перфорациями, ×10 000; *4* — *C. aurea* — поверхность экзины между бугорками с перфорациями, ×5000 (Зеравшанский хр., пос. Магиан, 1898, Комаров); *5* — *C. arctioides* — общий вид пыльцевого зерна, ×1500; *6* — *C. grandifolia* — общий вид пыльцевого зерна, ×1500.

К ст. Д. Н. Темнисковой-Тополовой, Т. Ф. Козыренко, стр. 644

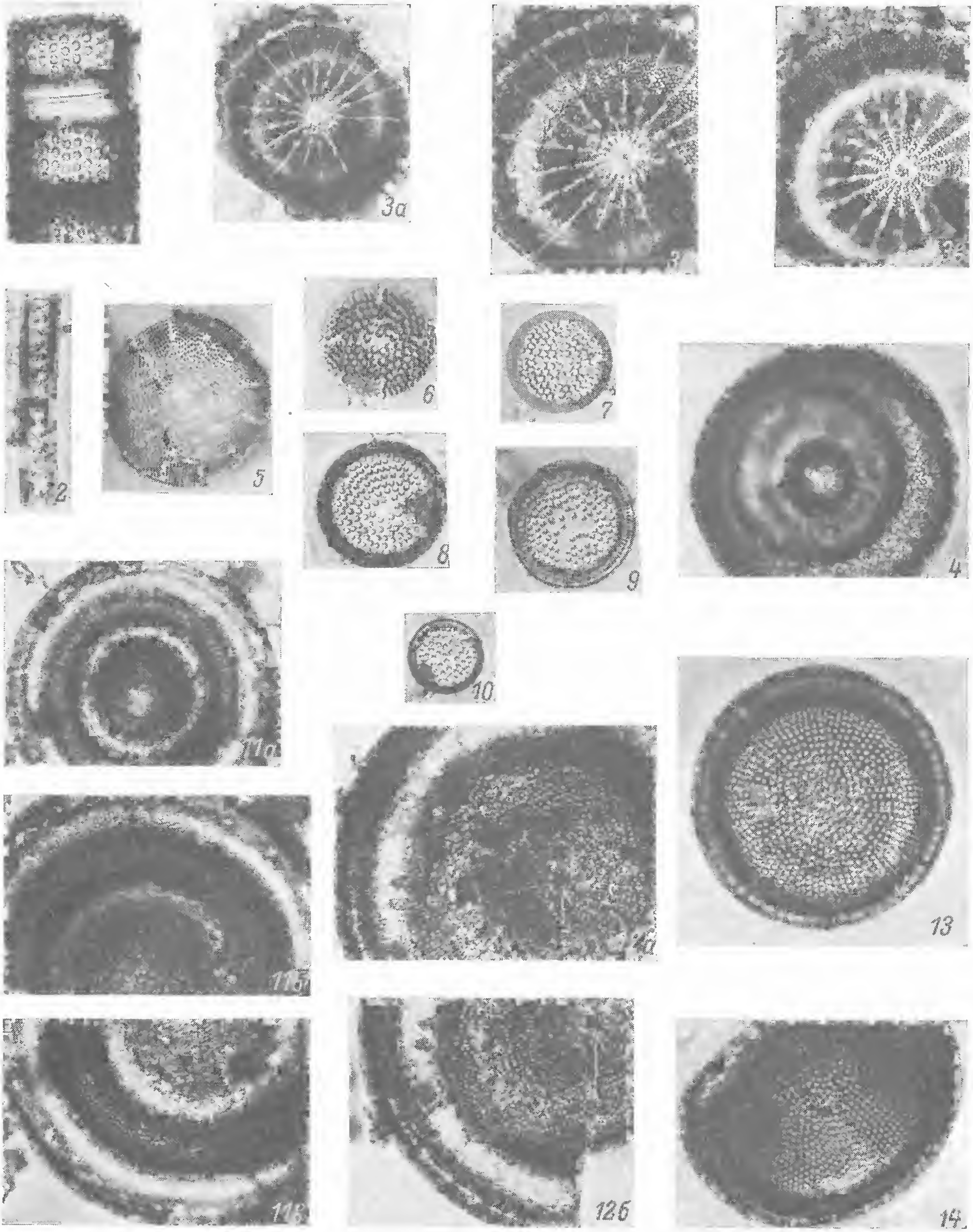


Рис. 1.

1 — *Melosira praedistans*; *2* — *M. granulata* var. *angustissima*; *3а—3в* — *Stephanodiscus kanitzii* (*3а* — общий вид; *3б*, *3в* — структура створки); *4* — *Pontodiscus baldjikianus*; *5* — *Stephanodiscus matrensis*; *6*, *7* — *Actinocyclus* (?) sp.; *8—10* — *A.* aff. *ochotensis*; *11а—11в*, *12а*, *12б* — *Coscinodiscus* aff. *clivosus* (*а* — общий вид; *б*, *в* — структура створки); *13*, *14* — *C.* aff. *variabilis*.
Увел.: *1*, *2*, *4*, *6—10*, *13* — 900; *5*, *11б*, *11в* — 570; *12а*, *12б* —*14* — 810; *3а* — 450; *3б*, *3в* — 670; *11а* — 400.

К стр. 646

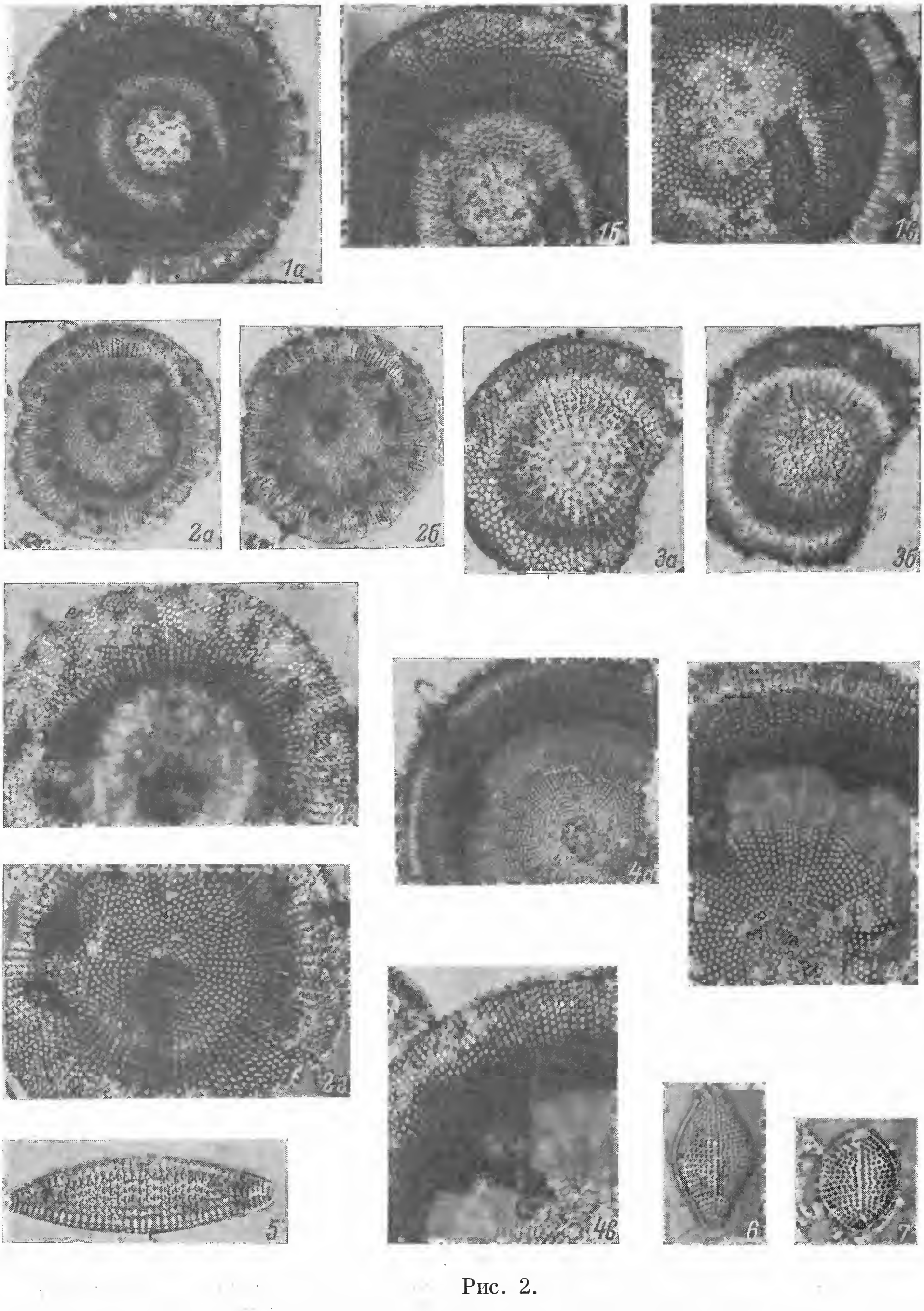


Рис. 2.

1а—1в — *Coscinodiscus* aff. *grunowii* (*1а* — общий вид; *1б*, *1в* — структура створки); *2а—2г* — *C. grunowii* (*2а*, *2б* — общий вид; *2в*, *2г* — структура створки); *3а*, *3б* — *C. grunowii* var. *minor*; *4а—4в* — *C. hungaricus* var. *szaboi* (*4а* — фрагмент створки; *4б*, *4в* — структура створки); *5* — *Bogorovia* (?) sp.; *6* — *Raphoneis* sp.; *7* — *R. substilissima*.
Увел.: *1а* — 490; *1б*, *1в*, *2в*, *2г*, *4б*, *4в* — 670; *2а*, *2б* — 460; *3*, *5*, *6*, *7* — 900; *4а* — 450.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1982, т. 67, 5, 561—712